

Μεταπτυχιακή Εργασία Ειδίκευσης

Μαρούλης Λεωνίδας

Βιογεωγραφία των νησιών του Αιγαίου

Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών

Μεταπτυχιακό Πρόγραμμα

“Περιβαλλοντική Βιολογία και Διαχείριση Χερσαίων και Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων”

Τμήμα Βιολογίας

Πανεπιστήμιο Κρήτης

Ηράκλειο 2019

Η παρούσα εργασία πραγματοποιήθηκε στην εφορία Ασπονδύλων (πλην Αρθροπόδων) του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης, υπό την καθοδήγηση της εφόρου ασπονδύλων δρ. Κατερίνας Βαρδινογιάννη.

Επιβλέπων Καθηγητής:

Πουλακάκης Νίκος, Αναπλ. Καθηγητής (Παν. Κρήτης)

Τριμελής Εξεταστική Επιτροπή:

Πουλακάκης Νίκος, Αναπλ. Καθηγητής (Παν. Κρήτης)

Μυλωνάς Μωσής, Ομ. Καθηγητής (Παν. Κρήτης)

Τριάντης Κώστας, Αναπλ. Καθηγητής (Παν. Αθηνών)

Περιεχόμενα

Περίληψη.....	4
Abstract.....	5
1. Εισαγωγή.....	6
1.1 Η σημασία των νησιών στη Βιογεωγραφία.....	6
1.2.1 Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών.....	7
1.2.2 Σχήμα της SAR, Φαινόμενο του Μικρού Νησιού και Ασύμπτωτες.....	9
1.2.3 Η μαθηματική έκφραση της SAR.....	10
1.2.4 Η βιολογική σημασία των παραμέτρων z και c.....	12
1.3 Σύνοψη.....	15
1.4 Το αρχιπέλαγος του Αιγαίου και η σημασία του.....	16
1.5 Στόχοι της παρούσας μελέτης.....	17
2. Υλικά και Μέθοδοι.....	18
2.1 Συλλογή Δεδομένων.....	18
2.2 Επεξεργασία Δεδομένων και Σύγκριση Μοντέλων.....	19
3. Αποτελέσματα.....	22
3.1 Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών για τα σαλιγκάρια του Αιγαίου.....	22
3.1.1 Το power model.....	22
3.1.2 Σύγκριση μοντέλων.....	23
3.2 Η SAR στο Αιγαίο για άλλες ταξινομικές ομάδες.....	27
3.2.1 Σπονδυλωτά.....	27
3.2.2 Ασπόνδυλα.....	28
3.2.3 Φυτά.....	31
3.2.4 Συνολικά.....	32
3.3 Σύγκριση διαφορετικών ομάδων σε ίδια σελ νησιών.....	33
4. Συζήτηση.....	38
4.1 Η SAR των χερσαίων σαλιγκαριών στο Αιγαίο.....	38
4.2 Σύγκριση μοντέλων στο Αιγαίο.....	40
4.3 Σύγκριση διαφορετικών τάξεων σε ίδια σελ νησιών.....	41
4.4 Η σημασία και η βιολογική ερμηνεία των παραμέτρων του power model.....	42
4.5 Μοντέλα και μελλοντικά ερωτήματα.....	44
5. Συμπεράσματα.....	45
Βιβλιογραφία.....	46
Παράρτημα 1.....	53
Παράρτημα 2.....	56

Περίληψη

Τα νησιά, παρά την αναλογικά μικρή έκταση που καταλαμβάνουν στη Γη, είχαν πάντοτε σημαντικό ρόλο στην Οικολογία και τη Βιογεωγραφία, καθώς αποτελούν ιδανικά “φυσικά εργαστήρια”. Παράλληλα, το πρότυπο της αύξησης του αριθμού των ειδών καθώς αυξάνεται η έκταση μιας περιοχής είναι τόσο καθολικό, ώστε να έχει χαρακτηριστεί ως ένας από τους λίγους νόμους της Οικολογίας. Το αρχιπέλαγος του Αιγαίου εμφανίζει εξαιρετικό ενδιαφέρον, καθώς αποτελείται από μεγάλο αριθμό νησιών και νησίδων με ποικιλία όσον αφορά τη γεωλογική τους ιστορία και τις παλαιογεωγραφικές τους σχέσεις, ενώ γεωγραφικά βρίσκεται μεταξύ τριών διαφορετικών περιοχών, με αποτέλεσμα η σύνθεση της ζωής στα νησιά να είναι ένα μίγμα ευρωπαϊκών, ασιατικών και αφρικανικών ειδών που, σε συνδυασμό με τις ενδημικές μορφές ζωής, καθιστούν τη βιοποικιλότητα του Αιγαίου ιδιαίτερα πλούσια. Στο πλαίσιο αυτό, στην παρούσα εργασία προσεγγίστηκε η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών στα νησιά του Αιγαίου για 8 διαφορετικές ομάδες οργανισμών (Χερσαία Σαλιγκάρια, Χερσαία Ισόποδα, Κολεόπτερα Tenebrionidae, Χειλόποδα, Λεπιδόπτερα, Πουλιά, Ερπετά και Αμφίβια, Φυτά), προσδιοριστήκαν τα καλύτερα μοντέλα που περιγράφουν τη SAR ξεχωριστά για κάθε τάξη – με ιδιαίτερη έμφαση στα χερσαία σαλιγκάρια-, ενώ επιπλέον εξετάστηκε το power model, το καλύτερο γενικά μοντέλο που περιγράφει τη SAR. Επίσης, πραγματοποιήθηκαν συγκρίσεις μεταξύ διαφορετικών τάξεων για ίδια υποσύνολα νησιών του Αιγαίου. Οι στατιστικές αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν στην R, με το πακέτο “sars”, το οποίο επιτρέπει τον υπολογισμό και τη σύγκριση 20 διαφορετικών μοντέλων που περιγράφουν τη SAR. Για όλες τις ομάδες που εξετάστηκαν, με εξαίρεση τα λεπιδόπτερα και τα χειλόποδα, βρέθηκε ισχυρή συσχέτιση του αριθμού των ειδών με την έκταση. Παρόλο που δεν παρατηρείται ένα καθολικά βέλτιστο μοντέλο για την περιγραφή της SAR των νησιών του Αιγαίου ανεξάρτητα της ομάδας που εξετάζεται, σε γενικές γραμμές το power model ανταποκρίνεται καλύτερα στα ασπόνδυλα, ενώ στα σπονδυλώτα μοντέλα που προβλέπουν ασύμπτωτη να εξηγούν καλύτερα τα δεδομένα. Τέλος, για την βαθύτερη κατανόηση αλλά και την αποτελεσματικότερη χρήση της SAR στη διαχείριση της βιοποικιλότητας, χρειάζεται περαιτέρω διερεύνηση για το πώς ξεχωριστοί παράγοντες και μηχανισμοί επηρεάζουν και καθορίζουν τη SAR για διαφορετικά τάξα, περιβαλλοντικές συνθήκες και χωρικές κλίμακες.

Abstract

Islands occupy a proportionally small area on Earth, however they play a crucial role in Ecology and Biogeography, as they are “natural laboratories”. The monotonically increased number of species, as the area increases, is such a commonly observed pattern that has been labeled as one of the few laws of Ecology. The Aegean archipelago is of broad biogeographical interest, as it has a considerable number of islands as well as a rich paleogeographical and geological history, while being among three continents. As a result, the composition of life in the Aegean is a mix of european, asian, african as well as endemic species. In this framework, in the present thesis we approached the species-area relationship (SAR) of the Aegean islands for eight different organismic groups (Land Snails, Land Isopods, Koleoptera Tenebrionidae, Lepidoptera, Chilopoda, Birds, Reptiles and Amphibians, and Plants). Statistical analyses were performed in R with the package “sars”, which allows the fit and comparison of 20 different models that have been proposed to describe SAR. For all the taxonomical groups that were examined a strong correlation between the number of species and area was found, except for chilopods and butterflies. Even though there is no universal best model for the SAR of the Aegean, the power model performed better for invertebrates, whereas concerning verterbrates models with an asymptote explained the data better. Further investigation for the deeper understanding of SAR and the processes and mechanisms that shape it is required in our efforts for a better understanding and protection of biological diversity.

Keywords: Aegean, biodiversity, land snails, species-area relationship, model selection

1. Εισαγωγή

1.1 Η σημασία των νησιών στη Βιογεωγραφία

Η έρευνα στα νησιά έχει διαδραματίσει και εξακολουθεί να διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην κατανόηση των βασικών χαρακτηριστικών της Οικολογίας, της Εξέλιξης και της Βιογεωγραφίας. Τα νησιά, παρά την αναλογικά μικρή έκταση που καταλαμβάνουν στη Γη, είχαν ανέκαθεν σπουδαίο ρόλο στη Βιογεωγραφία, καθώς αποτελούν ιδανικά “φυσικά εργαστήρια”. Έχουν σαφή γεωγραφικά όρια, είναι σχετικά απλά, απομονωμένα και πολυάριθμα. Επιπλέον, οι οργανισμοί που απαντώνται σε ένα νησιώτικο συγκρότημα είναι συνήθως δομημένοι σε καλά καθορισμένους (μετα)πληθυσμούς με ξεκάθαρα γεωγραφικά όρια και συχνά εμφανίζουν σαφή πρότυπα διαφοροποίησης (Rosenzweig 1995; Brown & Lomolino 1998; Τριάντης 2006).

Στη βιογεωγραφία και την οικολογία ο ορισμός του νησιού έχει αποτελέσει πεδίο διαμάχης και διαφωνιών (ενδεικτικά MacArthur & Wilson 1967; Haila 1990; Brown & Lomolino 1998; Whittaker & Fernandez-Palacios 2009). Στα πλαίσια της εργασίας αυτής (ακολουθώντας κατά βάση τους Whittaker & Fernandez-Palacios 2009), χωρίζουμε τα νησιά σε **πραγματικά**, τα οποία περιβάλλονται από νερό, και **βιοτοπικά/οικολογικά**.

Τα **πραγματικά νησιά** υποδιαιρούνται με τη σειρά τους σε:

Ωκεάνια, που δεν αποτέλεσαν ποτέ τμήμα ηπειρωτικής περιοχής αλλά ο σχηματισμός τους οφείλεται σε υποθαλάσσιες διεργασίες, συνδεδεμένες κυρίως με την κίνηση των τεκτονικών πλακών.

Ηπειρωτικά θραύσματα, νησιά που λόγω θέσης δίνουν την εντύπωση πως είναι ωκεάνια, αλλά ως προς την προέλευσή τους είναι αρχέγονα τεμάχια ηπειρωτικού υποβάθρου (π.χ. Κρήτη, Μαδαγασκάρη).

Ηπειρωτικά (νησιά της ηπειρωτικής κρηπίδας), τα οποία βρίσκονται στην ηπειρωτική υφαλοκρηπίδα, και πολλά από αυτά είχαν συνδεθεί με τη στεριά κατά τις παγετώδεις περιόδους του Τεταρτογενούς (1,8 mya).

Εσωτερικά, δηλαδή νησιά που βρίσκονται σε λίμνες ή και μεγάλα ποτάμια.

Ως **οικολογικά νησιά** θεωρούνται απομονωμένες περιοχές στη χέρσο, όπως λίμνες, πηγές, δάση,

κορυφές βουνών και σπηλιές (Whittaker & Fernandez-Palacios 2009; Matthews et al. 2016a). Η πανίδα και η χλωρίδα σε κάθε τύπο νησιού, προφανώς, έχει προέλθει και διαμορφωθεί από διαφορετικούς μηχανισμούς. Στα ωκεάνια νησιά φθάνουν οργανισμοί μέσω της διασποράς και - κατά κανόνα- η πλειονότητα των ειδών εξελίσσεται από ένα ή από ελάχιστα προγονικά είδη. Αντίθετα, στα ηπειρωτικά νησιά η σημερινή πανίδα και χλωρίδα είναι αποτέλεσμα της εξέλιξης των οργανισμών της παλιάς ενιαίας ηπειρωτικής περιοχής και της συνεχούς επίδρασης των γειτονικών ηπειρωτικών περιοχών (Rosenzweig 1995).

Τα τελευταία 50 χρόνια έχουν γίνει αρκετές μελέτες με σκοπό τη δημιουργία μοντέλων για τη δομή και την εξέλιξη των νησιωτικών φυτικών και ζωικών οργανισμών. Η αρχή έγινε με τη θεωρία των MacArthur & Wilson (1967). Η θεωρία των MacArthur & Wilson (Equilibrium Theory of Island Biogeography, **ETIB**), αναπτύχθηκε για να ερμηνεύσει δύο γενικά πρότυπα στη νησιωτική βιογεωγραφία:

- την τάση να αυξάνεται ο αριθμός των ειδών σε σχέση με την έκταση, και
- την τάση να μειώνεται ο αριθμός των ειδών, όσο αυξάνεται η νησιωτική απομόνωση.

Αυτά τα πρότυπα ήταν γνωστά από τις αρχές του 18ου αιώνα. Ίσως όμως την πιο σημαντική επίδραση στη θεωρία της ισορροπίας είχε η διαπίστωση ότι η εποίκιση και η εξαφάνιση είναι σχετικά συχνά φαινόμενα. Η καινοτομία των MacArthur & Wilson, ήταν ότι αναγνώρισαν την κοινή βάση σε τρία φαινόμενα: (α) τη σχέση έκτασης – αριθμού ειδών, (β) τη σχέση απομόνωσης – αριθμού ειδών, και (γ) την εναλλαγή των ειδών, και ότι πρότειναν μία απλή, ενοποιητική θεωρία για αυτά (Τριάντης 2006). Η θεωρία τους επηρέασε σημαντικά την πορεία της οικολογικής βιογεωγραφίας τις επόμενες δεκαετίες, ενώ απέκτησε οπαδούς αλλά και επικριτές τόσο ως προς τη σχέση έκτασης - αριθμού ειδών όσο και ως προς τη θεωρία της ισορροπίας (Simberloff 1976; Connor & McCoy 1979; Haila 1986; Brown & Lomolino 1998).

1.2.1 Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών

Αρχικά, πρέπει να επισημανθεί πως στη βιβλιογραφία περιλαμβάνονται μη συγκρίσιμα στοιχεία (με αποτέλεσμα να δημιουργείται σύγχυση), όπως καμπύλες συσσώρευσης ειδών (SAC) και νησιωτικές σχέσεις έκτασης αριθμού ειδών (iSAR). Παρόλο που οι SAC έχουν αρκετές διαφορετικές μορφές, η διαφορά τους με τις iSAR είναι θεμελιώδης, καθώς η iSAR είναι απλά η

σχέση ανάμεσα στον αριθμό ειδών που βρίσκονται σε ένα νησί και τη συνολική έκτασή του (Scheiner 2003; Gray 2004; Dengler 2009; Whittaker & Fernandez-Palacios 2009, σελ. 94-97; Matthews et al. 2016b).

Σε κάθε περίπτωση σε αυτή την εργασία ως σχέση έκτασης αριθμού ειδών (**SAR**) θα αναφερόμαστε στη σχέση μεταξύ του αριθμού ειδών και την έκταση του νησιού, για ένα νησιωτικό συγκρότημα, και ως νησιά θα αναφέρουμε τα πραγματικά νησιά, εκτός αν δηλώνεται διαφορετικά.

Οι δύο επικρατέστερες υποθέσεις με αμιγώς βιολογικό περιεχόμενο που προτείνουν επεξήγηση των αιτιών που διαμορφώνουν και καθορίζουν τη SAR είναι η “υπόθεση των ενδιαιτημάτων” και “η υπόθεση της έκτασης αυτής καθ' αυτής”.

Συνοπτικά, **η υπόθεση της έκτασης αυτής καθ' αυτής** υποστηρίζει πως η έκταση επηρεάζει άμεσα τον αριθμό των ειδών, έχοντας σημαντικό ρόλο στη μείωση των εξαφανίσεων, καθώς τα μεγαλύτερα νησιά έχουν τη δυνατότητα υποστήριξης μεγαλύτερων πληθυσμών (Preston, 1962; Simberloff 1976). Οι μεγαλύτεροι πληθυσμοί έχουν μικρότερες πιθανότητες εξαφάνισης, καθώς συνήθως έχουν μεγαλύτερη γενετική ποικιλότητα (π.χ. Frankham et al. 2002), ενώ έχουν επιπλέον δυνατότητα επιβίωσης σε περιπτώσεις τυχαίων εξαφανίσεων (Rosenzweig 1995).

Η υπόθεση της περιβαλλοντικής ετερογένειας υποστηρίζει πως η επιρροή της έκτασης στον αριθμό των ειδών είναι έμμεση και οφείλεται κυρίως στην αλληλεπίδρασή της με άλλους παράγοντες που επιδρούν άμεσα σε αυτόν. Καθώς αυξάνεται το μέγεθος του νησιού αυξάνεται παράλληλα και ο αριθμός των διαφορετικών ενδιαιτημάτων, ο οποίος είναι αυτός που τελικά οδηγεί στην παρουσία περισσότερων ειδών με διαφορετικές απαιτήσεις (Williams 1964; Ricklefs & Lovette 1999).

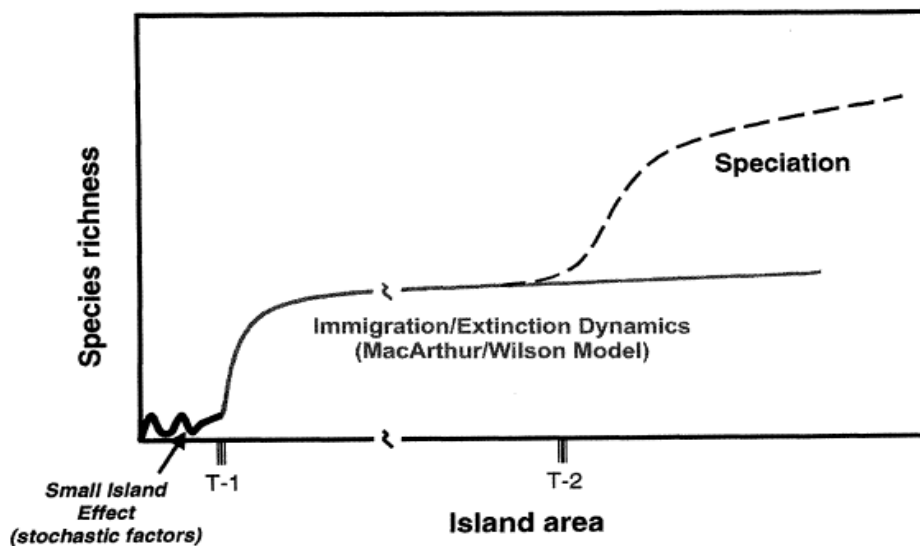
Επιπλέον, οι Connor & McCoy (1979) πρότειναν **την υπόθεση της παθητικής δειγματοληψίας**, που προβλέπει πως η αύξηση του αριθμού των ειδών οφείλεται στο γεγονός ότι τα μεγαλύτερα νησιά δέχονται απλά περισσότερους εποικιστές. Έτσι ανεξάρτητα από το ρυθμό εξαφανίσεων ή την ποικιλία των ενδιαιτημάτων αναμένεται περισσότεροι οργανισμοί να ιδρύνουν και να διατηρούν βιώσιμους πληθυσμούς. Αρχικά προτάθηκε η υπόθεση αυτή ως μηδενική υπόθεση, καθώς κατά μια έννοια θεωρεί τις οικολογικές συνθήκες των νησιών ως μη σημαντικές για την αύξησή των ειδών (κριτική στο Sugihara 1981).

Για αρκετές δεκαετίες οι υποθέσεις αυτές θεωρούνταν ανταγωνιστικές ή και

αλληλοαποκλειόμενες (Nillson et al. 1988), αλλά σήμερα θεωρούνται αλληλοσυμπληρούμενες (Connor & McCoy 1979, 2012).

1.2.2 Σχήμα της SAR, Φαινόμενο του Μικρού Νησιού και Ασύμπτωτες

Η συζήτηση για το σχήμα της σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών έχει επίσης προκαλέσει διαφωνίες και αντιπαραθέσεις. Ο Lomolino (2000b) έχει αμφισβητήσει την προσπάθεια μετασχηματισμού των δεδομένων προς αναζήτηση της βέλτιστης γραμμικής προσαρμογής τους. Υποστηρίζει πως από οικολογική άποψη υπάρχουν ικανοί λόγοι που μας οδηγούν σε κλιμακοεξαρτούμενες σχέσεις και πως οι μη μετασχηματισμένες SAR θα έπρεπε να παρουσιάζουν σιγμοειδή μορφή με τρεις φάσεις (Εικόνα 1). Ενώ για το αριστερό άκρο της γραφικής παράστασης η θεωρία του φαινομένου του μικρού νησιού, που προβλέπει πως για μικρές εκτάσεις, ως ένα κρίσιμο κατώφλι, δεν υπάρχει μεγάλη αλλαγή ως προς τον αριθμό των ειδών (ή αυτή η αλλαγή δεν είναι προβλέψιμη) (Niering 1963; Lomolino & Weiser 2001; Gentile & Argano 2005), δεν αμφισβητείται ιδιαίτερα (αλλά δεξ και Tjørne & Tjørne 2011), σε σχέση με το δεξί άκρο η ύπαρξη ασύμπτωτης υποστηρίχθηκε έντονα από τους He & Legendre (1996) και Lomolino (2000a) και αμφισβητήθηκε εντονότερα από τους Williamson et al. (2001, 2002)



Εικόνα 1. Η κλιμακοεξαρτούμενη φύση της SAR, και η πρόταση να μελετάται εστιάζοντας σε 2 κατώφλια. Πριν από το πρώτο (T-1) ο αριθμός των ειδών εξαρτάται κυρίως από στοχαστικούς παράγοντες. Μεταξύ πρώτου και δεύτερου (T-1, T-2) ο αριθμός των ειδών είναι συνάρτηση του αποικισμού και της εξαφάνισης σύμφωνα με τη θεωρία των MacArthur & Wilson (1967). Ενώ πέρα από το δεύτερο κατώφλι (T-2) βρίσκονται τα νησιά που είναι αρκετά μεγάλα σε έκταση, ώστε επιτρέπουν in situ ειδογένεση (από Lomolino 2000a).

1.2.3 Η μαθηματική έκφραση της SAR

Η ανάπτυξη μαθηματικών μοντέλων στη βιολογία γίνεται έχοντας ως βασικούς στόχους:

- την κατανόηση βιολογικών φαινομένων με τη χρήση μαθηματικών, και
- την πρόβλεψη / προσομοίωση (prediction/simulation) συμπεριφορών και ιδιοτήτων πολύπλοκων βιολογικών συστημάτων.

Είναι σημαντικό να επισημανθεί ότι ακριβώς λόγω της μεγάλης πολυπλοκότητας των πραγματικών βιολογικών συστημάτων δεν υπάρχει το “τέλειο” μαθηματικό μοντέλο, δηλαδή

1. κάθε μοντέλο εμπεριέχει κάποιες υποθέσεις καθώς και κάποιο σφάλμα στις προβλέψεις του, και θα πρέπει πάντα να ελέγχεται με βάση τα πραγματικά αποτελέσματα, και
2. ακόμη και αν το μοντέλο παράγει αποτελέσματα σε συμφωνία με τα δεδομένα δε σημαίνει απαραίτητα ότι οι υποθέσεις/παραδοχές του είναι σωστές!

Επίσης, κανένα μοντέλο δεν μπορεί να συμπεριλάβει όλες τις παραμέτρους που επηρεάζουν πολύπλοκα βιολογικά συστήματα. Αυτό όμως δεν είναι αναγκαστικά πρόβλημα καθώς βασικός στόχος δεν είναι η περιγραφή ενός βιολογικού συστήματος με όλες τις δυνατές παραμέτρους, αλλά η περιγραφή των πιο σημαντικών φυσικών παραμέτρων που περιγράφουν το συγκεκριμένο σύστημα, για το δεδομένο πρόβλημα (Κομηνέας & Χαρμανδάρης 2015).

Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών, αρχικά, εκφράστηκε μαθηματικά από τον Arrhenius (1921), μέσω της εξίσωσης με την ανεξάρτητη μεταβλητή υψωμένη σε δύναμη (power model):

$$S = c A^z$$

όπου S ο αριθμός των ειδών, A η έκταση του νησιού, c και z σταθερές

Λογαριθμίζοντας τα δύο μέλη της αρχικής εξίσωσης, προκύπτει:

$$\log S = \log c + z \log A$$

Η παραπάνω σχέση παριστάνεται από ευθεία, με το z να είναι η κλίση της (slope).

Μετά την εξίσωση του Arrhenius, οι πρώτες διαφορετικές μαθηματικές εκφράσεις της σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών που δημοσιεύτηκαν ήταν:

Η ημιλογαριθμική εξίσωση του Gleason (1922) ($S = c + z \log A$), που χρησιμοποιήθηκε κυρίως από φυτογεωγράφους, επειδή προσαρμοζόταν καλύτερα στα δεδομένα για μερικές φυτοκοινωνίες (Kilburn 1966; Connor & McCoy 1979; Rydin & Borjegard 1988). Επίσης, η εξίσωση αυτή είναι

κατά κανόνα αποτελεσματικότερη σε μικρές κλίμακες έκτασης (Connor & McCoy; He & Legendre 1996, Rosenzweig & Ziv 1999).

Η εξίσωση του Archibald (1949), $S = B/(c+A^{-Z})$, όπου ο λόγος B/c δίνει το μέγιστο αριθμό ειδών της περιοχής. Η σχέση αυτή δεν αποτέλεσε αρχικά αντικείμενο ιδιαίτερης διερεύνησης, εκτός στην εργασία των He & Legendre (1996), αλλά φαίνεται να είναι αποτελεσματικότερη σε μεγάλες κλίμακες έκτασης. Αντίθετα, το power model φαίνεται να περιγράφει καλύτερα τη σχέση έκτασης – αριθμού ειδών σε ενδιάμεσες κλίμακες έκτασης (He & Legendre 1996; αλλά και Matthews et al. 2016a).

Οι Connor & McCoy (1979) εξέτασαν 100 διαφορετικά σετ δεδομένων, συγκρίνοντας τέσσερα μοντέλα περιγραφής της SAR (S-A, logS-logA, S-logA και logS-A). Σύμφωνα με τα αποτελέσματά τους, κανένα από τα πρότυπα αυτά δεν μπορεί *a priori* να θεωρηθεί καλύτερο. Τόνισαν όμως, ότι το power model εμφάνισε καλύτερη προσαρμογή από το ημιλογαριθμικό μοντέλο, το οποίο ωστόσο έδειξε καλύτερη προσαρμογή στις μικρές εκτάσεις.

Τα τελευταία χρόνια έχουν προταθεί περισσότερα από 20 μοντέλα για την περιγραφή της σχέσης έκτασης–αριθμού ειδών (Flather 1996; Tjørne 2003, 2009; Dengler 2009; Williams et al. 2009; Triantis et al. 2012).

No.	Function name	Code	Family	Number of parameters	Formula	Shape type	Asymptote
1	Linear	linear	Lin(A)	2	$S = c + zA$	Linear	No
2	Power	power	Pow(B)	2	$S = cA^z$	Convex	No
3	Power Rosenzweig	power_R	Pow(B)	3	$S = k + cA^z$	Convex	No
4	Extended Power 1	epm1	Pow(B)	3	$S = cA^{zA-d}$	Both	No
5	Extended Power 2	epm2	Pow(B)	3	$S = cA^{z-(d/A)}$	Sigmoid	No
6	Persistence Function 1	P1	Pow(B)	3	$S = cA^z \exp(-dA)$	Convex	No
7	Persistence Function 2	P2	Pow(B)	3	$S = cA^z \exp(-d/A)$	Sigmoid	No
8	Exponential	expo	Expo(C)	2	$S = c + z \log A$	Convex	No
9	Kobayashi Logarithmic	koba	Expo(C)	2	$S = c \log(1 + A/z)$	Convex	No
10	Monod	monod	Logis(D)	2	$S = d/(1 + cA^{-1})$	Convex	Yes (d)
11	Morgan–Mercer–Flodin	mmf	Logis(D)	3	$S = d/(1 + cA^{-z})$	Sigmoid	Yes (d)
12	Logistic	heleg	Logis(D)	3	$S = c/(f + A^{-z})$	Sigmoid	Yes (cf)
13	Negative Exponential	negexpo	Weib(E)	2	$S = d[1 - \exp(-zA)]$	Convex	Yes (d)
14	Chapman–Richards	chapman	Weib(E)	3	$S = d[1 - \exp(-zA)]^c$	Sigmoid	Yes (d)
15	Weibull-3	weibull3	Weib(E)	3	$S = d[1 - \exp(-cA^z)]$	Sigmoid	Yes (d)
16	Weibull-4	weibull4	Weib(E)	4	$S = d[1 - \exp(-cA^z)]^d$	Sigmoid	Yes (d)
17	Asymptotic	asympt	Asym(F)	3	$S = d - cz^A$	Convex	Yes (d)
18	Rational	ratio	Rat(G)	3	$S = (c + zA)/(1 + dA)$	Convex	Yes (z/d)
19	Gompertz	gompertz	Gom(H)	3	$S = d \exp[-\exp(-z(A-c))]$	Sigmoid	Yes (d)
20	Beta-P	betap	Beta(I)	4	$S = d[1 - (1 + (A/c)^z)^{-f}]$	Sigmoid	Yes (d)

Εικόνα 2. Τα 20 μοντέλα που έχουν προταθεί για να εκφράσουν τη SAR (από Triantis et al. 2012).

1.2.4 Η βιολογική σημασία των παραμέτρων z και c

Η παράμετρος z στη λογαριθμική εξίσωση του Arrhenius (1921) είναι, όπως προαναφέρθηκε, η κλίση της ευθείας που παριστάνεται από την εξίσωση. Όμως, οι τιμές του z από μόνες τους δεν είναι ενδεικτικές του ρυθμού με τον οποίο αυξάνεται ο αριθμός των ειδών σε σχέση με την έκταση. Χρειάζεται να γνωρίζουμε τις τιμές και των δύο παραμέτρων, z και c (Zar 1984; Gould 1979, Brown & Lomolino 1998). Βέβαια, συχνά η υψηλή τιμή του z συνδέεται με γρήγορη αύξηση του αριθμού των ειδών όταν αυξάνεται η έκταση. Αυτό το συμπέρασμα έχει αξία μόνο όταν οι τιμές του c δεν είναι διαφορετικές μεταξύ των υπό μελέτη νησιωτικών συμπλεγμάτων και ταξινομικών ομάδων (Brown & Lomolino 1998).

Προσπάθειες βιολογικής ερμηνείας ή συσχέτισης με βιολογικούς παράγοντες της παραμέτρου z έχουν γίνει από μεγάλο αριθμό ερευνητών (Preston 1962; MacArthur & Wilson 1967; May 1975; Connor & McCoy 1979; Gould 1979; Coleman 1981; Sugihara 1981; Rosenzweig 1995, 2004; Harte et al. 1999; Drakare et al. 2006; Fattorini 2007, Fattorini et al. 2016; Williams et al. 2009; Triantis et al. 2012; Matthews et al. 2016a, 2019b).

Σύμφωνα με τους MacArthur & Wilson (1967), η τιμή της παραμέτρου z έχει βιολογική σημασία για “ομοιόμορφα” νησιωτικά συγκροτήματα. Αυτό σημαίνει ότι τα νησιά ενός αρχιπελάγους πρέπει να φέρουν ενιαία βασικά χαρακτηριστικά, ανάλογα με τη μελετώμενη ταξινομική ομάδα. Πάντως, διέκριναν τα νησιά σε “οικολογικά νησιά ηπειρωτικών περιοχών” όταν $z < 0,15$, “ηπειρωτικά” όταν $0,15 < z < 0,35$ και “ωκεάνια” όταν $z > 0,35$. Οι MacArthur & Wilson (1967) προσπάθησαν να αποδώσουν βιολογική σημασία στο z , συσχετίζοντάς το με την **απομόνωση**, την **περιβαλλοντική ετερογένεια** και τη **β-ποικιλότητα**. Σύμφωνα με τον Rosenzweig (1995), τρεις διαφορετικές σχέσεις συνθέτουν το πρότυπο της SAR. Οι σχέσεις αυτές εκφράζουν διαδικασίες που συμβαίνουν σε διαφορετικές χωρικές και χρονικές κλίμακες και οδηγούν σε διαφορετικές τιμές της παραμέτρου z . Οι τιμές του z κυμαίνονται από 0,8 έως 1,0 μεταξύ βιογεωγραφικών περιοχών, από 0,25 έως 0,55 για τις νησιωτικές περιοχές (αρχιπελάγη) ή για απομονωμένα ενδιαίτηματα και από 0,1 έως 0,2 εντός μιας βιογεωγραφικής περιοχής. Επίσης, υποστηρίζει πως η τιμή της παραμέτρου z δεν είναι μια απλή ένδειξη της

απομόνωσης ενός συγκροτήματος, αλλά ουσιαστικά **αποτελεί μακροσκοπικό δείκτη των κυριάρχων διαδικασιών που καθορίζουν τον αριθμό των ειδών** αλλά και της χρονικής κλίμακας που οι διαδικασίες αυτές δρουν (Rosenzweig 1995, 2004). Η συγκεκριμένη άποψη η οποία υποστηρίζεται και από τους Triantis et al. (2012) και Matthews et al. (2016a), οι οποίοι ωστόσο δίνουν μέσες τιμές για το z 0,22, 0,28 και 0,35 για οικολογικά, ηπειρωτικά και ωκεάνια νησιά αντίστοιχα. Επιπλέον, οι Matthews et al. (2016a), εξετάζοντας **οικολογικά νησιά**, έδειξαν πως οι τιμές του z επηρεάζονται από το μικρότερο και το μεγαλύτερο αριθμό ειδών, το λόγο A_{\max}/A_{\min} και από τον αριθμό των νησιών του δείγματος (N_i). **Καθώς ο αριθμός των νησιών αυξάνεται, το z μειώνεται**, κάτι που είναι σύμφωνο και με την καλύτερη προσαρμογή του linear model σε μικρά δείγματα (λίγα νησιά).

Ο May (1975) υποστήριξε ότι το z αποτελεί μαθηματική ιδιότητα της λογαριθμικής κανονικής κατανομής και δεν περιγράφει μια συγκεκριμένη διαδικασία των βιοκοινωνιών, συνεπώς δεν μπορεί να έχει βιολογική σημασία. Οι Connor & McCoy (1979) και οι He & Legendre (1996) επίσης υποστηρίζουν ότι δεν πρέπει να αποδοθεί βιολογική σημασία στο z (ούτε και στο c). Οι Drakare et al. (2006) -αναλύοντας όμως και SACs- παρατήρησαν σημαντική αύξηση του z , καθώς απομακρυνόμαστε από τους πόλους και πλησιάζουμε τον ισημερινό, για μεγάλο εύρος οργανισμών. Αντίθετα οι Triantis et al. (2012) δεν βρήκαν συσχέτιση του z (ή του c) με το γεωγραφικό πλάτος.

Ως προς τη μελέτη της σταθεράς c είναι σημαντικό ότι η τιμή της εξαρτάται τόσο από τις μονάδες μέτρησης (Connor & McCoy 1979), όσο και από την τιμή του z (Gould 1979; Rosenzweig 1995). Επίσης, για να συγκριθούν οι κλίσεις δύο ευθειών SAR, πρέπει οι τιμές του c των δύο αυτών ευθειών να μην παρουσιάζουν στατιστικά σημαντική διαφορά (Gould 1979, Rosenzweig 1995, Brown & Lomolino 1998, Lomolino 2001).

Επιπλέον, ένα συνηθισμένο σφάλμα στη χρήση του c είναι η αντίληψη πως η τιμή του c για $A=1$, και συνεπώς $\log A=0$, αντιπροσωπεύει **πάντοτε** τον αριθμό των ειδών στη μονάδα της έκτασης, κάτι προφανώς εσφαλμένο, αν τα πραγματικά δεδομένα αφορούν αποκλειστικά νησιά με έκταση πολύ μεγαλύτερη από $A=1$ (Gould 1979; Βαρδινογιάννη 1994).

Καθώς η παράμετρος c καθορίζει μαζί με το z την κλίση της SAR στην εκθετική της μορφή, είναι εντυπωσιακό ότι σημαντικά λιγότερες εργασίες έχουν ασχοληθεί με τη στατιστική αλλά και τη βιολογική μελέτη της παραμέτρου αυτής (Gould 1979; Lomolino 2001). Οι MacArthur & Wilson (1967) διατύπωσαν την γενική άποψη ότι η σταθερά c σχετίζεται άμεσα με το τάξο που μελετάται, εξαρτάται από τους τοπικούς περιβαλλοντικούς παράγοντες, καθώς και από την α-ποικιλότητα, και ότι θα πρέπει να μειώνεται με την αύξηση της απομόνωσης καθώς και σε “φτωχά” περιβάλλοντα, παράλληλα όμως επεσήμαναν ότι δεν είναι δυνατή η ανάπτυξη κάποιας θεωρίας που θα ερμήνευε το c . Ο Gould (1979) πρότεινε πως η πυκνότητα των οργανισμών, ο αριθμός των ειδών ανά ομάδα, ο βαθμός της απομόνωσης και η κλίμακα μέτρησης της έκτασης επηρεάζουν την τιμή της παραμέτρου c , ενώ τόνισε πως είναι τέτοια η ποικιλότητα των παραγόντων που εκφράζονται και επηρεάζουν τη συγκεκριμένη παράμετρο, ώστε σπάνια συζητιέται η οικολογική της σημαντικότητα από τους επιστήμονες. Παρόλα αυτά, η τιμή του c θεωρούνταν “παραδοσιακά” ως ένδειξη της φέρουσας ικανότητας μιας περιοχής (MacArthur & Wilson 1967; Brown & Lomolino 1998), ακόμη και χωρίς ιδιαίτερα ισχυρά εμπειρικά στοιχεία που τεκμηριώναν στατιστικά αυτή την άποψη, μέχρι τις εργασίες των Triantis et al. (2012) και Matthews et al. (2016a).

Οι Triantis et al. (2012) ανίχνευσαν δυο βασικά πρότυπα όσον αφορά την παράμετρο c . Αρχικά ότι οι τιμές του **logc μειώνονται προοδευτικά από τα εσωτερικά νησιά στα ηπειρωτικά και τα ωκεάνια**, κάτι που απέδωσαν στην μείωση της διασποράς και μετανάστευσης νέων ατόμων και κατ' επέκταση αύξηση της πιθανότητας εξαφανίσεων λόγω μείωσης του *συμπληρωματικού αποικισμού* ή **rescue effect** (κατά Brown & Kodric-Brown 1977). Έτσι, τα πιο απομονωμένα νησιά (συνήθως τα ωκεάνια) είναι αναμενόμενο να έχουν μικρότερο αριθμό ειδών από -τα κατά κανόνα- λιγότερο απομονωμένα ηπειρωτικά. Επιπλέον, **οι τιμές του logc συνήθως αυξάνονται από τα σπονδυλωτά στα ασπόνδυλα και τέλος στα φυτά**, κάτι που για τα σπονδυλωτά αποδίδεται στην μεγαλύτερη ανάγκη τους για χώρο και πόρους, ώστε να διατηρήσουν βιώσιμους πληθυσμούς. Ενώ οι μεγάλες τιμές logc για τα φυτά αποδίδονται κυρίως στο ότι επειδή είναι αυτότροφα, μπορούν να διατηρούν ανά μονάδα επιφάνειας σε μικρά νησιά μεγαλύτερο αριθμό ειδών από τα ζώα (Triantis et al. 2012).

Τέλος είναι εξαιρετικά σημαντικό να τονιστεί, καθώς συχνά παραγνωρίζεται, ότι ο υπολογισμός των σταθερών z και c για το power model δίνει διαφορετικά αποτελέσματα ανάλογα με τη μέθοδο παλινδρόμησης που χρησιμοποιείται. Δηλαδή αν εφαρμόζεται γραμμική παλινδρόμηση για μετασχηματισμένα (log-log) δεδομένα ή μη γραμμική παλινδρόμηση με την έκταση και τον αριθμό των ειδών μη μετασχηματισμένα (He & Legendre 1996; Williams et al 2009; Tjørne & Tjørne 2017; Matthews et al 2019a).

1.3 Σύνοψη

Οι Connor & McCoy (1979) έθεσαν και αναμετρήθηκαν με τρία θεμελιώδη ερωτήματα για τη σχέση έκτασης-αριθμού ειδών:

- (1) Αποτελεί η θεωρία των MacArthur & Wilson και το ETIB τη μοναδική θεωρητική βάση για τη SAR;
- (2) Υπάρχει ένα καλύτερο μοντέλο που να περιγράφει την SAR;
ή εναλλακτικά
Είναι το power model, το οποίο χρησιμοποιείται σχεδόν αποκλειστικά, το καλύτερο μοντέλο για να εκφράσει τη SAR;
- (3) Μπορούν οι παράμετροι του power model (ή και άλλων μοντέλων) να ερμηνευτούν βιολογικά;

Στα πρώτα δυο απάντησαν αρνητικά, όπως ήδη αναφέρθηκε παραπάνω, ενώ για το τελευταίο καταλήγουν στην εργασία τους προτείνοντας πως δεν πρέπει να αποδίδεται βιολογική σημασία στις σταθερές z και c , άποψη που υποστήριζαν και οι He & Legendre (1996).

Οι Triantis et al. (2012), αντιμετώπισαν διευρυμένα τα ίδια ερωτήματα, εξετάζοντας ακόμη αν υπάρχει καλύτερο σχήμα και οικογένεια μοντέλων που περιγράφει τη SAR, αλλά και αν είναι δυνατό να προσδιοριστούν οι επιδράσεις βιολογικών διεργασιών στη SAR. Σε αντίθεση με τους Connor & McCoy (1979), αφού συνέκριναν 20 διαφορετικά μοντέλα για 601 σετ δεδομένων **κατέληξαν ότι το καλύτερο μοντέλο για την περιγραφή της SAR είναι το κλασικό power model και το καλύτερο σχήμα που εκφράζει τη SAR είναι το convex**. Επιπλέον, έδειξαν ότι γενικά τα απλούστερα μοντέλα ανταποκρίνονται καλύτερα στα δεδομένα, ενώ παρόλο που τα σιγμοειδή μοντέλα γενικά δεν ανταποκρίθηκαν ιδιαίτερα καλά στα δεδομένα, προτείνουν την

εξέτασή τους όταν στα νησιά που μελετώνται ο λόγος A_{\max}/A_{\min} είναι μεγαλύτερος του 10^3 ή 10^4 (Triantis et al. 2012).

1.4 Το αρχιπέλαγος του Αιγαίου και η σημασία του

Το αρχιπέλαγος του Αιγαίου εμφανίζει εξαιρετικό ενδιαφέρον για δύο κυρίως λόγους. Πρώτον, αποτελείται από μεγάλο αριθμό νησιών και νησίδων με ποικιλία όσον αφορά τη γεωλογική τους ιστορία και τις παλαιογεωγραφικές τους σχέσεις με τα γύρω νησιά και τις ηπειρωτικές περιοχές. Παρόλη την ηπειρωτική προέλευσή του ένας αριθμός νησιών όπως η Θήρα, η Μήλος και η Νίσυρος είναι ηφαιστειακά, ενώ η Κρήτη, η οποία έχει απομονωθεί εδώ και περίπου 5 εκ. χρόνια μπορεί να χαρακτηριστεί ως ηπειρωτικό θραύσμα (Sfenthourakis & Triantis 2017). Δεύτερον, γεωγραφικά βρίσκεται μεταξύ τριών διαφορετικών, πανιδικά και χλωριδικά, περιοχών, Ευρώπη, Ασία, Αφρική. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα να έχει δεχτεί και να εξακολουθεί να δέχεται επιδράσεις και από τις τρεις αυτές περιοχές και η σύνθεση της ζωής στα νησιά να είναι ένα μίγμα ευρωπαϊκών, ασιατικών και αφρικανικών ειδών που, σε συνδυασμό με τις ενδημικές μορφές ζωής που έχουν εξελιχθεί στο χώρο λόγω απομονώσεων, να καθιστούν το Αιγαίο μια από τις πλουσιότερες βιοτικά περιοχές της Γης. Τα ζώα και τα φυτά στο χώρο του Αιγαίου εξαπλώνονται και διαφοροποιούνται από ένα συνδυασμό βικαριανιστικών γεγονότων, γεγονότων διασποράς και ανθρώπινης παρέμβασης (Καγιαμπάκη 2011), η οποία είναι συνεχής στα ενδιαίτηματα των περισσότερων νησιών του Αιγαίου εδώ και περίπου 10 χιλιάδες χρόνια (Σάμπων 2006).

Μετά την πρώτη βιογεωγραφική εργασία στο Αιγαίο που αφορούσε τα στρουθιόμορφα πουλιά (Watson 1964), και η οποία θεωρείται ότι συνέβαλε στη διατύπωση του ETIB (Rosenzweig 1995), μια σειρά από εργασίες έχουν πραγματοποιηθεί σχετικά με τη βιογεωγραφία και τη SAR των χερσαίων σαλιγκαριών (Μυλωνάς 1982; Βαρδινογιάννη 1994; Μπότσαρης 1996; Welter-Schultes & Williams 1999; Triantis et al. 2003, 2005, 2008), αλλά και άλλων ομάδων στο Αιγαίο (Σφενδουράκης 1996 -ισόποδα; Μελιάδου 1999- ερπετά και αμφίβια; Fattorini 2002, 2007- Tenebrionidae; Panitsa et al. 1999, 2006- φυτά; Σημιαϊκής 2005- χειλόποδα; Καγιαμπάκη 2011- φυτά; Simaiakis et al 2011- χειλόποδα, 2012- πουλιά; Sfenthourakis & Panitsa 2012- φυτά; Iliadou et al 2017- φυτά; Kaloveloni et al. 2018- μέλισσες).

Ωστόσο, μέχρι σήμερα οι οικολογικές και εξελικτικές μελέτες στο Αιγαίο είναι σχετικά περιορισμένες και αποσπασματικές, κυρίως σε ένα σχετικά μικρό αριθμό τάξεων. Σε πολλές ομάδες εντόμων ή άλλων ασπονδύλων οι γνώσεις μας είναι ιδιαίτερα ελλιπείς, ενώ ακόμη και οι πληροφορίες και τα δεδομένα για τα περισσότερα γνωστά τάξα δεν έχουν αξιοποιηθεί στο έπακρο. Το αρχιπέλαγος του Αιγαίου έχει προοπτικές να αποτελέσει μια περιοχή μοντέλο σε παγκόσμιο επίπεδο για την έρευνα στην εξέλιξη, την οικολογία και τη βιογεωγραφία, ιδίως όσον αφορά τα νησιά χερσαίες γέφυρες (land-bridge). Οι τοπογραφικοί, παλαιογεωγραφικοί, κλιματικοί και οικολογικοί παράγοντες του Αιγαίου σε συνδυασμό με το μεγάλο αριθμό νησιών και τη μακρά παρουσία του ανθρώπου συνθέτουν ένα μοναδικό συνδυασμό για τους βιογεωγράφους και τους εξελικτικούς οικολόγους να αναπτύξουν και να ελέγξουν θεωρίες και μοντέλα (Sfenthourakis & Triantis 2017).

1.5 Στόχοι της παρούσας μελέτης

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι να προσεγγίσει τη σχέση έκτασης-αριθμού ειδών στο Αιγαίο για 8 διαφορετικές ομάδες οργανισμών, για τις οποίες υπάρχουν δεδομένα για περισσότερα από 30 νησιά (Χερσαία Σαλιγκάρια, Χερσαία Ισόποδα, Κολεόπτερα Tenebrionidae, Χειλόποδα, Λεπιδόπτερα, Πουλιά, Ερπετά και Αμφίβια, Φυτά), να προσδιοριστούν τα καλύτερα μοντέλα που περιγράφουν τη SAR για κάθε τάξη, ενώ επιπλέον θα εξεταστεί ξεχωριστά το power model, σε μια προσπάθεια να βρεθούν ομοιότητες και διαφορές μεταξύ των ομάδων. Επιμέρους υποερωτήματα που θα διερευνηθούν είναι:

- αν υπάρχει ένα καλύτερο μοντέλο που περιγράφει και εκφράζει τη SAR για το σύνολο του Αιγαίου,
- πώς διαμορφώνεται η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών για διαφορετικές ομάδες σε συγκεκριμένα, κοινά, υποσύνολα νησιών,
- πώς διαμορφώνεται η SAR για τα χερσαία σαλιγκάρια στο σύνολο του Αιγαίου, αλλά και σε ξεχωριστά νησιωτικά συγκροτήματα.

2. Υλικά και Μέθοδοι

2.1 Συλλογή Δεδομένων

Όσον αφορά τα χερσαία σαλιγκάρια, τα δεδομένα αντλήθηκαν κυρίως από τη συλλογή του Μουσείου Φυσικής Ιστορίας Κρήτης (ΜΦΙΚ), τη βάση δεδομένων της εφορίας Ασπονδύλων (εκτός Αρθροπόδων), και από δημοσιευμένες εργασίες.

Επιπλέον, στα πλαίσια της εργασίας πραγματοποιήθηκε, το Μάρτιο του 2019, ερευνητική αποστολή στη Λήμνο, καθώς αποτελούσε ένα νησί με σκόρπιες καταγραφές, κυρίως κατά τη ξηρή περίοδο, που δεν είναι ιδανική για να συλλεχθεί ένα πλήρες σετ δεδομένων για τα χερσαία σαλιγκάρια (Triantis et al. 2008). Συλλέχθηκαν δείγματα από 18 σταθμούς, καλύπτονταν όλους τους πιθανούς ενδιαιτηματικούς τύπους χερσαίων σαλιγκαριών. Επίσης συγκεντρώθηκε φυλλοστρωμή, που κοσκινίστηκε στο εργαστήριο για τον εντοπισμό μικρών σε μέγεθος ειδών. Για τον προσδιορισμό των ειδών χρησιμοποιήθηκαν χαρακτήρες κυρίως του αναπαραγωγικού συστήματος αλλά και του κελύφους, σύμφωνα με τις πιο σύγχρονες εργασίες για την ταξινόμηση της κάθε ομάδας, και προσδιορίστηκαν 43 είδη για το νησί, με 9 από αυτά να αποτελούν νέες αναφορές για το νησί.

Για τις υπόλοιπες ομάδες τα δεδομένα αντλήθηκαν από εργασίες δημοσιευμένες σε περιοδικά με κριτές, βιβλία δημοσιευμένα από ειδικούς σε συγκεκριμένες ομάδες και διδακτορικές διατριβές (Πίνακας 1).

Πίνακας 1. Εργασίες από τις οποίες αντλήθηκαν δεδομένα για τις ομάδες που μελετήθηκαν στην παρούσα εργασία, εκτός από τα σαλιγκάρια.

Τάξον	Αρ. Νησιών	Βιβλιογραφία
Πουλιά	74	Simaiakis et al. (2012), Ξηρουχάκης (πρ. επικ.)
Ερπετά και Αμφίβια	72	Μελιάδου (1999)
Ισόποδα	65	Σφενδουράκης (1994), Schmalfluss et al. (2004), Τριάντης (2006)
Tenebrionidae	38	Trichas et al. (2008), Anastasiou et al. (2018)
Χειλόποδα	56	Σημαιάκης Σ. (2005), Simaiakis et al. (2007, 2011)
Πεταλούδες	30	Dennis et al. (2001), Παμπέρης (2010, επικαιροποίηση 2018).
Φυτά	109	Πανίτσα (1997), Καγιαμπάκη (2011)

2.2 Επεξεργασία Δεδομένων και Σύγκριση Μοντέλων

Όλες οι στατιστικές αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν στην R (R core team, 2019), ενώ για τις περισσότερες από αυτές χρησιμοποιήθηκε το πακέτο “sars” (Matthews et al. 2019a), το οποίο επιτρέπει τον υπολογισμό και τη σύγκριση 20 διαφορετικών μοντέλων για τη SAR, ενώ παράλληλα είναι φιλικό προς το χρήστη και δεν απαιτεί σημαντικές γνώσεις προγραμματισμού.

Οι παράμετροι των μοντέλων υπολογίζονται με μη γραμμική παλινδρόμηση, ελαχιστοποιώντας το άθροισμα των τετραγώνων των residuals με έναν unconstrained Nelder–Mead αλγόριθμο βελτιστοποίησης (αναλυτικά στα Guilhaumon et al. 2010; Matthews et al. 2019a).

Προϋποθέτοντας την κανονικότητα των παρατηρήσεων αυτή η μέθοδος, δίνει τη βέλτιστη εκτίμηση των παραμέτρων των μοντέλων (Burnham & Anderson 2002; Guilhaumon et al. 2010).

Επιπλέον, καθώς η λογαριθμική μορφή του power model (\log_{10} μετασχηματισμένες τιμές για τον αριθμό των ειδών και την έκταση) αποτελεί μακράν την πιο χρησιμοποιούμενη σχέση για τη SAR στη βιβλιογραφία, και τη μοναδική για την οποία έχει αποδοθεί βιολογική σημασία στις παραμέτρους (σταθερές), ενώ έχει συνδεθεί και με θεωρητική βάση (έστω και αμφισβητούμενη) (Preston 1962; Connor & McCoy 1979; Rosenzweig 1995; Martin & Goldenfeld 2006), υπολογίζουμε τα c και z και με γραμμική παλινδρόμηση από τη σχέση $\log S = \log C + z \cdot \log A$ κυρίως για λόγους σύγκρισης με παλαιότερες μελέτες, **και** με μη γραμμική παλινδρόμηση σε μη μετασχηματισμένα δεδομένα.

Για την αξιολόγηση των μοντέλων, αρχικά ελέγχεται η κανονικότητα και η ομοσκεδαστικότητα των residuals (αναλυτικά τα test στο Matthews 2019a, το γενικό πλαίσιο στα Williams et al. 2009; Triantis et al. 2012). Στη συνέχεια, τα μοντέλα που δεν αποτυγχάνουν στα τεστ των residuals αξιολογούνται με βάση ένα information-theoretic framework.

Το information-theoretic framework για τη σύγκριση και επιλογή μοντέλων βασίζεται στην αξιολόγηση πολλαπλών υποθέσεων εργασίας. Αυτή η αξιολόγηση ανταγωνιστικών μεταξύ τους υποθέσεων, κάθε μια από τις οποίες αντιπροσωπεύεται από ένα διαφορετικό μοντέλο, πραγματοποιείται μέσω της εκτίμησης της πιθανότητας κάθε υπόθεσης/μοντέλου να είναι το

καλύτερο που εξηγεί τα δεδομένα (Burnham & Anderson 2002). Η πιθανότητα αυτή αντιπροσωπεύεται από το **Akaike weight (wAIC)** (Burnham & Anderson 2002) το οποίο υπολογίζεται από information criteria (IC) όπως το Akaike Information Criterion (AIC) ή τη διόρθωσή του για μικρά δείγματα (AIC_c).

Όσο μεγαλύτερο είναι το ΔAIC, τόσο λιγότερο πιθανό είναι για ένα μοντέλο να αποτελεί το καλύτερο K-L μοντέλο. Όμως, καθώς η information theoretic προσέγγιση στηρίζεται σε διαφορετική λογική από τα τεστ μηδενικής υπόθεσης, προτείνεται να αποφεύγονται οι όροι σημαντικό ή μη σημαντικό και απορρίπτεται ή δεν μπορεί να απορριφθεί. Εναλλακτικά ενδείκνυται τα αποτελέσματα να εκτιμώνται υπό το πρίσμα της strength of evidence (Royall 1997, Burnham & Anderson 2002).

Δ_i	Level of Empirical Support of Model <i>i</i>
0-2	Substantial
4-7	Considerably less
> 10	Essentially none.

Εικόνα 3. Επίπεδα υποστήριξης ενός μοντέλου *i*, ανάλογα με το ΔAIC του, όπου $\Delta_i = AIC_i - AIC_{\min}$, και το μοντέλο με το μικρότερο AIC έχει $\Delta_i = 0$ (από Burnham & Anderson 2002).

Καθώς η αβεβαιότητα ξεκινά όταν σε ένα σετ δεδομένων παραπάνω από ένα μοντέλα εξηγούν επαρκώς τα δεδομένα ($wAIC < 0.9$ κατά τους Burnham and Anderson), σε αυτές τις περιπτώσεις θεωρείται ότι δεν είναι επαρκές να βασιζόμαστε μόνο σε ένα μοντέλο, αλλά συνίσταται να κατασκευάζεται μια πολυμοντελική συμπερασματολογία (multimodel inference) η οποία δίνει τελικά πιο robust τελικό συμπέρασμα (Burnham and Anderson 2002; και Guilhaumon et al. 2008 για τη SAR).

Το AIC και άλλα κριτήρια επιλογής μοντέλων που υπολογίζουν την απόκλιση Kullback-Leibler χρησιμοποιούνται ευρέως σε οικολογικές μελέτες, ενώ επίσης και άλλα κριτήρια όπως το

Bayesian Information Criterion χρησιμοποιούνται για την επιλογή μοντέλων (Guilhaumon et al. 2010). Το AIC και το BIC δεν εδράζονται επακριβώς στην ίδια συλλογιστική βάση και αξιολογούν διαφορετικά τα μοντέλα, με το BIC να τείνει να επιλέγει μοντέλα με λιγότερες παραμέτρους (Richards et al. 2008; Guilhaumon et al. 2010; Gao et al. 2019).

Κρήτη ή όχι:

Σημαντική δυσκολία μεθοδολογικού χαρακτήρα αποτέλεσε το ερώτημα αν η Κρήτη (και κατ' επέκταση τα δορυφορικά της νησιά, καθώς αποτελούν ένα συγκρότημα, με την Κρήτη να είναι η πηγή των ειδών τους) πρέπει να συμπεριληφθούν στις αναλύσεις ως μέρος του Αιγαίου, δεδομένου ότι η Κρήτη είναι περίπου 5 φορές μεγαλύτερη από το δεύτερο σε μέγεθος νησί του αρχιπελάγους (Ρόδος) και σε αρκετές μελέτες τέτοιας έκτασης νησιά συνήθως αφαιρούνται, καθώς επηρεάζουν ιδιαίτερα τα μοντέλα (βλ. Gao et al 2019; Matthews et al. 2019a). Επιπλέον, η Κρήτη αποτελεί διακριτό και απομονωμένο νησί εδώ και περίπου 5 εκ. χρόνια (Sakelariou & Galanidou 2015) και θα μπορούσε εύκολα να θεωρηθεί μαζί με τις γύρω νησίδες της ως ξεχωριστό συγκρότημα από το υπόλοιπο Αιγαίο. Από την άλλη, η απομόνωση εξαρτάται από το υπό μελέτη τάξο και κυρίως από την ικανότητα διασποράς του. Επίσης, η Κρήτη αποτελεί ένα από τα πιο καλά μελετημένα νησιά του Αιγαίου για πολλές ομάδες οργανισμών, ενώ παραδοσιακά στις εργασίες που μελετούν τη SAR του αρχιπελάγους θεωρείται μέρος του, και πιο συγκεκριμένα μέρος του νότιου νησιωτικού αιγιακού τόξου. Έτσι πραγματοποιήσαμε τις αναλύσεις και συμπεριλαμβάνοντας την Κρήτη και αφαιρώντας την (μαζί με τα δορυφορικά της νησιά) για όλες τις ομάδες, παρότι εν τέλει, εκτιμούμε πως η ορθότερη προσέγγιση θα ήταν γενικά να εξετάζεται χωριστά, αν και διατηρούμε επιφυλάξεις για ομάδες με μεγάλη ικανότητα διασποράς.

3. Αποτελέσματα

3.1 Η σχέση έκτασης-αριθμού ειδών για τα σαλιγκάρια του Αιγαίου

3.1.1 Το power model

Εφαρμόσαμε το power model, για το σύνολο του Αιγαίου, αλλά και για συγκεκριμένα επιμέρους νησιωτικά συγκροτήματα (Πίνακας 2), με το z για το σύνολο του αρχιπελάγους να είναι 0.18 και το c 13.8 ($\log c=1.14$). Για τα διαφορετικά συγκροτήματα δεν παρατηρήθηκαν μεγάλες μεταβολές στις τιμές του z και του c .

Πίνακας 2: Η σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών για τα χερσαία σαλιγκάρια στο σύνολο του Αιγαίου, αλλά και σε επιμέρους νησιωτικά συγκροτήματα. $z_{(linear)}$ παράμετρος z του power model, υπολογισμένη με γραμμική παλινδρόμηση, $z_{(non\ linear)}$ τιμή της παραμέτρου z υπολογισμένη από μη γραμμική παλινδρόμηση. Όμοια για την παράμετρο c . R^2 αφορά την λογαριθμική μορφή του power model. Βέλτιστα μοντέλα θεωρούνται τα μοντέλα με $\Delta AIC_c < 2$. Σύνολο*, το σύνολο των νησιών του dataset, χωρίς την Κρήτη και τα δορυφορικά της νησιά. Κυκλάδες* τα 24 νησιά των Κυκλάδων που μελετήθηκαν από τον Μυλωνά (1982). Κυκλάδες τα νησιά που βιογεωγραφικά μπορούν με την ευρεία έννοια να χαρακτηριστούν ως Κυκλάδες (αναλυτικά στο Παράρτημα 1).

	Αρ. Νησιών	z (linear)	z (non linear)	c (linear)	c (non linear)	R^2	Βέλτιστα μοντέλα
Σύνολο	192	0.18	0.25	13.8	11.6	0.73	epm1
Σύνολο*	160	0.18	0.2	13.7	13.4	0.73	epm1, powerR
Κυκλάδες	45	0.16	0.18	12.9	12.7	0.62	epm1, powerR
Κυκλάδες*	24	0.28	0.27	7.76	8.26	0.66	power, koba
Σποράδες	29	0.17	0.22	12.58	12.21	0.72	epm1, powerR
Δωδεκάνησα	47	0.22	0.2	13.8	14.85	0.8	power
Αν. Αιγαίο	54	0.2	0.21	14.45	14.73	0.82	power, powerR, epm1

Εξετάζοντας τα residuals, δεν παρατηρείται κάποιο πρότυπο συσχέτισης με το γεωγραφικό πλάτος, ενώ βλέπουμε πως η συντριπτική πλειοψηφία των νησιών με τα μεγαλύτερα θετικά residuals είναι δορυφορικά σε ένα αρκετά μεγαλύτερο νησί-πηγή (Πίνακας 3).

Πίνακας 3. Τα 19 νησιά (10% του συνόλου) με τα μεγαλύτερα και μικρότερα residuals για το power model στα σαλιγκάρια του Αιγαίου.

	Μεγαλύτερα Θετικά Residuals	Μεγαλύτερα Αρνητικά Residuals
Νησιά	Κρήτη και δορυφορικές νησίδες: Μικρονήσι, Άγιοι Πάντες, Πρασονήσι, Παξιμάδι. Μικρονήσια Καλύμνου: Αγία Κυριακή, Άγιος Ανδρέας, Νερά, Πλατύ, Τέλενδος. Μικρονήσια Αστυπάλαιας: Χονδρός, Κούνουποι, Κουτσομούτι, Λιγνό, Τηγάρι. Μέσα Διαβάτης Σκύρου, Πλατουράδα, Άγιος Ανδρέας (Ευβοϊκός), Σάμος.	Κέρος, Πολύαιγος, Μύκονος, Θηρασία, Πάνω Κουφονήσι, Χριστιανή, Μπούβες, Πορί, Σποράδες (Κόρακας, Λεχούσα, Πράσο, Ψαθούρα, Σκαντήλι, Τσούγκριας), Χαμηλή, Μικρό Μαύρο, Σώκαστρο Καρπάθου, Παχειά Νισύρου, Ποντικός Κάσου.

3.1.2 Σύγκριση μοντέλων

Συγκρίνοντας τα μοντέλα για το σύνολο του Αιγαίου και για 192 νησιά, αδιαμφισβήτητα ($wAIC > 0.9$) το καλύτερο μοντέλο για να περιγράψει την SAR είναι το extended power 1 (epm1)

και η εξίσωση είναι η : $S = 13.63 * A^{(0.136 * A^{0.073})}$, $R^2 = 0.88$

Αφαιρώντας την Κρήτη και τα δορυφορικά της νησιά πέρα από το epm1 και το power Rosenzweig model εκφράζει εξίσου καλά τη SAR. Από την άλλη όμως, αφαιρώντας προοδευτικά “μικρά” νησιά η κατάταξη των μοντέλων αλλάζει σχεδόν ολοκληρωτικά, καθώς μοντέλα που για το σύνολο των νησιών έχουν μηδενική εμπειρική υποστήριξη, αφαιρώντας “μικρά” νησιά εκφράζουν βέλτιστα τα δεδομένα (Εικόνα 3 και Πίνακας 4).

Τέλος, στο Παράρτημα 2 παρουσιάζεται αναλυτικά η σύγκριση μοντέλων για τα χερσαία σαλιγκάρια στα επιμέρους νησιωτικά συγκροτήματα του Αιγαίου.

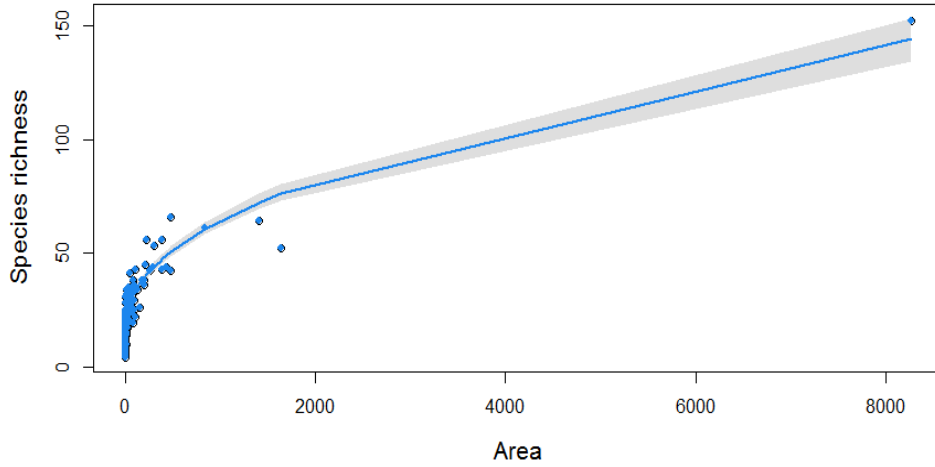
Πίνακας 4. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR των χερσαίων σαλιγκαριών στα νησιά του Αιγαίου (πλην Κρήτης) και προοδευτική αφαίρεση των “μικρών” σε έκταση νησιών.

ALL, n=160				A>0.1, n=135		
	Model	weight	AIC	Model	weight	AIC
1	powerR	0.573	557.54	powerR	0.252	487.86
2	epm1	0.338	558.59	epm1	0.198	488.35
3	power	0.023	563.96	power	0.138	489.06
12	ratio	0.000	582.40			
13	asyp	0.000	595.38			

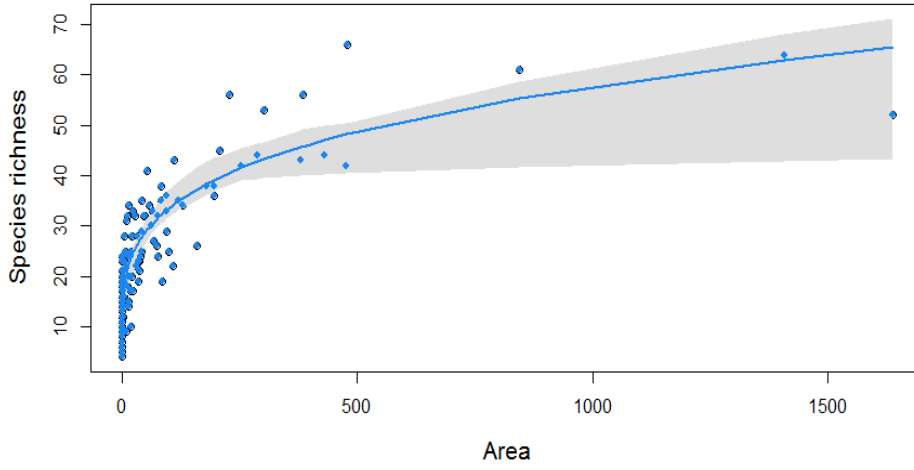
A>0.5, n=106				A>1, n=94		
	Model	weight	AIC	Model	weight	AIC
1	p2	0.202	396.50	power	0.259	355.88
2	power	0.169	396.86	epm2	0.121	357.40
3	powerR	0.141	397.22	p1	0.112	357.56

A>5, n=71				A>10, n=65		
	Model	weight	AICc	Model	weight	AICc
1	asyp	0.214	279.62	asyp	0.328	253.25
2	ratio	0.171	280.07	ratio	0.198	254.26
3	power	0.122	280.75	power	0.085	255.96

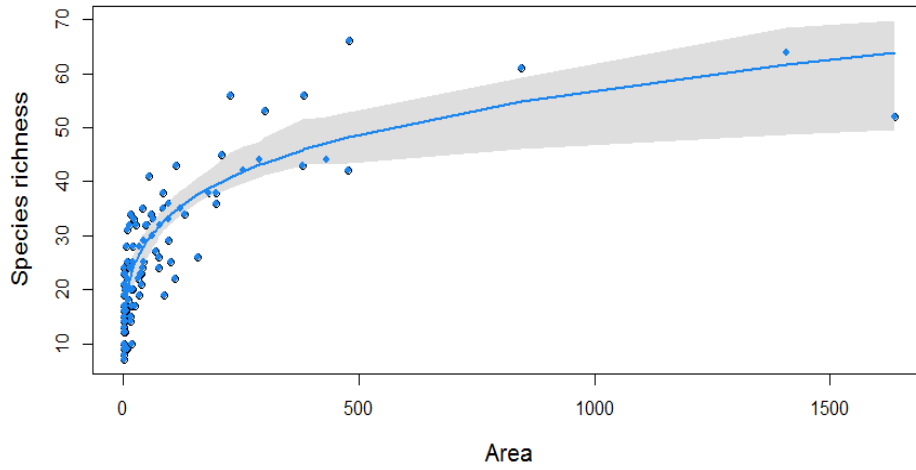
Multimodel Curve, Snails n=192

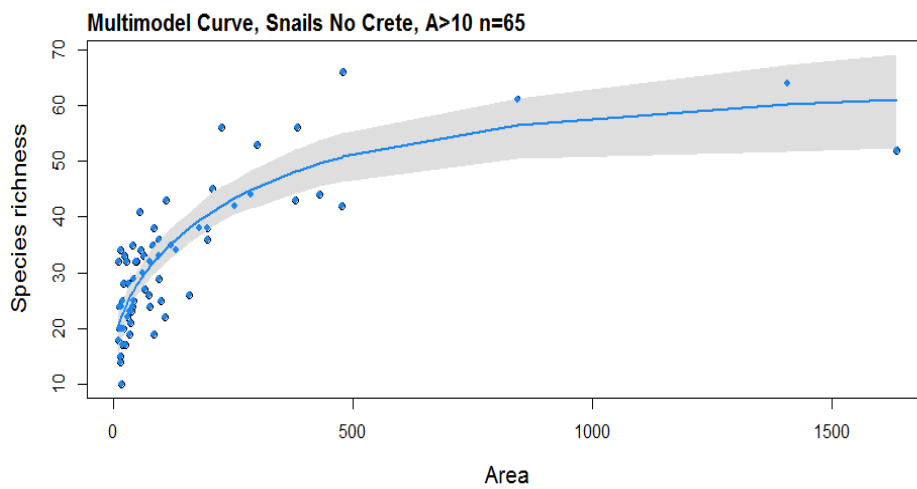
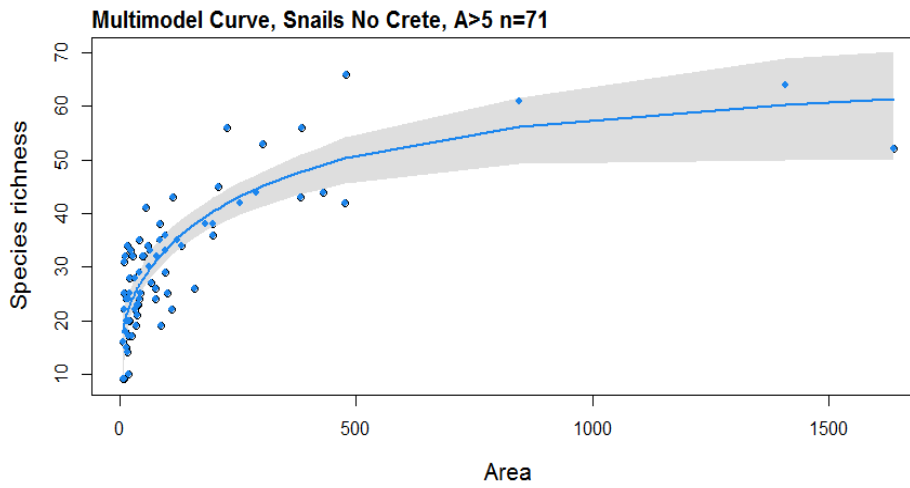
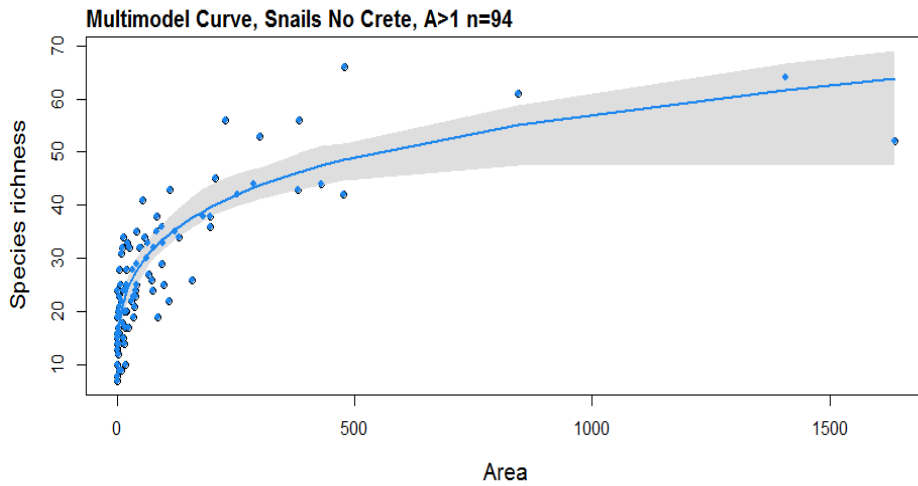


Multimodel Curve, Snails No Crete n=160



Multimodel Curve, Snails No Crete, A>0.5 n=106





Εικόνα 3. Το multimodel averaging με διάστημα εμπιστοσύνης 95%, για τη SAR των χερσαίων σαλιγκαριών στο Αιγαίο συνολικά (πλην Κρήτης), και αφαιρώντας σταδιακά νησιά μικρού μεγέθους.

Σχέση έκτασης-αριθμού γενών

Επιπλέον, υπολογίσαμε τη σχέση έκτασης αριθμού γενών, ένα πρότυπο που παρότι δε διαφέρει αρκετά από τη SAR, έχει μελετηθεί σε εξαιρετικά μικρότερο βαθμό.

Για το σύνολο του Αιγαίου δύο μοντέλα ξεχωρίζουν ($\Delta AIC < 2$) το $p1$ και το power. Καθώς το $p1$ είναι ουσιαστικά επέκταση του power και περιέχει μια παραπάνω παράμετρο προτιμούμε το power για την περιγραφή της σχέσης έκτασης αριθμού γενών (βλ. Richards 2008).

$$\text{power: } G = 13.5 * A^{0.16}, \quad R^2 = 0.81$$

3.2 Η SAR στο Αιγαίο για άλλες ταξινομικές ομάδες

3.2.1 Σπονδυλωτά

Πουλιά

Τα πουλιά αποτελούν ένα από τα πιο μελετημένα τάξα αναφορικά με το πρότυπο της σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών σε παγκόσμια κλίμακα, και στις περισσότερες περιπτώσεις μελετώνται τα φωλιάζοντα μιας περιοχής. Πέρα από την πρωτοποριακή εργασία του Watson (1964), τη SAR των πτηνών του Αιγαίου έχουν μελετήσει οι Simaiakis et al. (2012).

Λόγω τόσο της ικανότητας διασποράς των πτηνών, αλλά και του γεγονότος ότι πέρα από την Κρήτη και για τα κοντινά της νησιά, υπάρχουν ιδιαίτερα αξιόπιστα σετ δεδομένων εκτιμούμε αρχικά πως πρέπει να συμπεριληφθούν τόσο στις αναλύσεις, όσο και στην εξαγωγή συμπερασμάτων.

Για το σύνολο του Αιγαίου λοιπόν, σημαντικά καλύτερο μοντέλο είναι το rational ($wAICc > 0.9$), το οποίο μάλιστα παρουσιάζει ασύμπτωτη, με εξίσωση την:

$$S = (11 + 0.13 * A) / (1 + 0.0014 * A), \quad R^2 = 0.79$$

Αφαιρώντας την Κρήτη και τα δορυφορικά της νησιά, τα μοντέλα δεν μπορούν να συγκριθούν, καθώς όλα αποτυγχάνουν στα residuals test (Πίνακες 11α και 11β).

Ερπετά

Αντίθετα με τα πουλιά, τα ερπετά αποτελούν ομάδα με αρκετά περιορισμένη ικανότητα διασποράς, έτσι η παλαιότερη χρονικά απομόνωση της Κρήτης έχει ως συνέπεια τον ιδιαίτερα χαμηλό αριθμό ειδών της. Παρόλο που πραγματοποιήσαμε τις αναλύσεις και συμπεριλαμβάνοντας την Κρήτη (Πίνακας 5, Πίνακες 11α, 11β), εκτιμούμε πως γενικά θα ήταν ορθότερο όταν αναφερόμαστε στη SAR του Αιγαίου για τα ερπετά, η Κρήτη να μη συμπεριλαμβάνεται.

Πίνακας 5. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τα Ερπετά και Αμφίβια του Αιγαίου

	Σύνολο Αιγαίου, n=72			Χωρίς Κρήτη, n=64		
	Model	Weight	AICc	Model	Weight	AICc
1	asymp	0.33	176.67	ratio	0.32	152.44
2	gompertz	0.32	176.71	p2	0.3	152.55
3	p1	0.23	177.41	epm2	0.27	152.75
4	ratio	0.1	179.15	power	0.04	156.75

3.2.2 Ασπόνδυλα

Tenebrionidae

Τα Tenebrionidae είναι εδαφόβια και φυτοφάγα-σαπροφάγα οικογένεια Κολεοπτέρων, με έντονη παρουσία στα εδάφη της ανατολικής Μεσογείου, ενώ τα περισσότερα από τα ελληνικά Tenebrionidae είναι ζώα πεδινών φρυγανότοπων, παραλιακά ή αμμόφιλα (Τριχάς 1996). Τα δεδομένα της παρούσας εργασίας αφορούν κυρίως το κεντρικό και νότιο Αιγαίο, με εξαιρέσεις τη Θάσο, τη Σκύρο και τη Λέσβο από το βόρειο Αιγαίο (Πίνακας 6, Πίνακες 11α, 11β).

Πίνακας 6. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τα Tenebrionidae του Αιγαίου

	Σύνολο Αιγαίου, n=38			Χωρίς Κρήτη, n=37		
	Model	Weight	AICc	Model	Weight	AICc
1	power	0.28	153.02	koba	0.19	144.22
2	epm1	0.18	153.91	loga	0.15	144.69
3	epm2	0.13	154.48	pow	0.13	144.98
4	p2	0.08	155.52	p1	0.07	146.11
5	wei3	0.08	155.52	p2	0.07	146.12
6	mmf	0.08	155.52	mmf	0.07	146.12
7	p1	0.08	155.52	heleg	0.07	146.12

Ισόποδα

Τα ισόποδα του Αιγαίου είναι μια ιδιαίτερα καλά μελετημένη ομάδα, κυρίως χάρη στις εργασίες του Σφενδουράκη (1994), Sfenthourakis (1996), η οποία μάλιστα εμφανίζει αξιοσημείωτα υψηλό βαθμό συσχέτισης μεταξύ έκτασης και αριθμού ειδών ($R^2=0.91$). Παρότι αρκετά μοντέλα εκφράζουν εξίσου καλά τη SAR, τα περισσότερα αποτελούν επέκταση του κλασσικού power model (Πίνακας 7).

Πίνακας 7. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τα χερσαία ισόποδα του Αιγαίου

	Σύνολο Αιγαίου, n=65			Χωρίς Κρήτη, n=59		
	Model	Weight	AICc	Model	Weight	AICc
1	power	0.2	148.57	epm1	0.18	124.85
2	p1	0.16	149.05	powerR	0.18	124.88
3	epm2	0.12	149.68	power	0.16	125.12
4	p2	0.11	149.75	p2	0.14	125.33
5	wei3	0.09	150.21	epm2	0.13	125.59
6	mmf	0.09	150.64			

Πεταλούδες

Το σετ δεδομένων μας για τις πεταλούδες αποτελείται από τα 30 νησιά που μελέτησαν οι Dennis et al. (2001), τα οποία εκτείνονται σε όλο το Αιγαίο και κατανέμονται αρκετά ομοιόμορφα.

Ιδιαίτερα χαμηλή συσχέτιση παρατηρείται μεταξύ του αριθμού ειδών και της έκτασης για τις πεταλούδες (Πίνακες 8, 11α και 11β), ενώ σε επόμενο χρόνο θα έχει ενδιαφέρον να προστεθούν και άλλα νησιά που έχουν μελετηθεί από τον Παμπέρη (2010).

Πίνακας 8. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τις πεταλούδες του Αιγαίου

	Σύνολο Αιγαίου, n=30				Χωρίς Κρήτη, n=29			
	Model	Weight	AICc	R ² _{adj}	Model	Weight	AICc	R ² _{adj}
1	p1	0.21	171.62	0.22	linear	0.29	161.65	0.31
2	ratio	0.21	171.69	0.21	epm2	0.15	162.97	0.32
3	koba	0.17	172.12	0.16	ratio	0.12	163.41	0.31
4	loga	0.17	172.13	0.16	p2	0.12	163.47	0.31
	wei3	0.06	174.09	0.15	power	0.12	163.51	0.27

Χειλόποδα

Τα χειλόποδα του Αιγαίου είναι μια αρκετά καλά μελετημένη ομάδα, με καλές δειγματοληψίες αλλά και ταξινόμηση, κάτι που οφείλεται κυρίως στις εργασίες του Σημιαϊκή (2005) και Simaiakis et al. (2007, 2011). Παρόλα αυτά αν αφαιρέσουμε την Κρήτη (που λόγω του μεγάλου μεγέθους της επηρεάζει σημαντικά τις αναλύσεις) η συσχέτιση ανάμεσα στην έκταση και των αριθμό των ειδών είναι ιδιαίτερα χαμηλή (Πίνακες 9, 11α και 11β).

Πίνακας 9. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τα χειλόποδα του Αιγαίου

	Σύνολο Αιγαίου, n=56				Χωρίς Κρήτη, n=42			
	Model	Weight	AICc	R ² _{adj}	Model	Weight	AICc	R ²
1	power	0.35	177.35	0.59	monod	0.63	147	0.06
2	p2	0.14	179.18	0.59	negexpo	0.29	148.6	0.02
3	mmf	0.11	179.68	0.58	chapman	0.08	151.1	0
4	wei3	0.11	179.68	0.58				
5	heleg	0.11	179.68	0.58				

3.2.3 Φυτά

Τα φυτά αποτελούν μαζί με τα σαλιγκάρια τις δυο καλύτερα μελετημένες ομάδες στο Αιγαίο, ενώ έχουν πραγματοποιηθεί μια σειρά από εργασίες που αφορούν τη SAR τους στο αρχιπέλαγος (Πανίτσα 1997; Panitsa et al. 2006, 2010; Καγιαμπάκη 2011; Sfenthourakis & Panitsa 2012; Pliadou et al. 2014).

Παραδοσιακά οι φυτογεωγράφοι χρησιμοποίησαν αρκετά, πέρα από το power model, και το ημι-λογαριθμικό μοντέλο (Gleason 1922), το οποίο συχνά αναφέρεται στη βιβλιογραφία ως εκθετικό (exponential), όρος που τελευταία έχει αντικατασταθεί και πλέον αναφέρεται συνήθως ως λογαριθμικό (logarithmic).

Τέλος, οι Strid & Tan (1997) χωρίζοντας το Αιγαίο σε φυτογεωγραφικές περιοχές ομαδοποιούν την Κρήτη με την Κάσο και την Κάρπαθο, ενώ νεότερες εργασίες βασισμένες σε ανάλυση δικτύων (network analysis) αμφισβητούν την ομαδοποίηση αυτή και προτείνουν την Κρήτη -και τα δορυφορικά της νησιά- ως ξεχωριστή φυτογεωγραφική περιοχή (Kougioumoutzis et al. 2017). Έτσι, λαμβάνοντας υπόψη και τους προβληματισμούς που αναπτύξαμε προηγούμενα, θεωρούμε πως για τη μελέτη της SAR των φυτών του Αιγαίου δεν είναι ξεκάθαρο αν η Κρήτη πρέπει να αποκλείεται.

Στο σύνολο των νησιών του Αιγαίου κανένα μοντέλο δεν πέρασε τα residuals test, επομένως για να καταφέρουμε να συγκρίνουμε τα μοντέλα, αφαιρέσαμε τα νησιά με έκταση μικρότερη από 0.5km² (Πίνακες 10, 11α και 11β). Προφανώς αυτή δεν είναι μια ενδεδειγμένη πρακτική, καθώς το όριο τέθηκε αυθαίρετα και όπως ήδη έχουμε δει αλλαγές στον αριθμό των νησιών επηρεάζουν αρκετά την κατάταξη των μοντέλων, παρόλα αυτά η ανάλυση μας επιτρέπει να πάρουμε μια εικόνα για τη SAR των φυτών στο Αιγαίο για νησιά μεγαλύτερα από 0.5km².

Πίνακας 10. Σύγκριση μοντέλων για τη SAR των φυτών σε νησιά με έκταση πάνω από 0.5km²

	Σύνολο Αιγαίου, n=68			Χωρίς Κρήτη, n=61		
	Model	Weight	AICc	Model	Weight	AICc
1	epm1	0.7	670.21	koba	0.67	607.49
2	betap	0.25	672.31	ratio	0.31	608.99
3	koba	0.05	675.33			

3.2.4 Συνολικά

Παρατίθενται συγκεντρωμένα τα στοιχεία για τις παραμέτρους του power model, αλλά και για τα βέλτιστα μοντέλα που περιγράφουν την SAR, για κάθε μία από τις ομάδες που μελετήθηκαν.

Πίνακας 11α: Συγκεντρωτικός πίνακας της σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών για διάφορα τάξα στο Αιγαίο. $Z_{(linear)}$ παράμετρος z του power model, υπολογισμένη με γραμμική παλινδρόμηση, $Z_{(non linear)}$ τιμή της παραμέτρου z υπολογισμένη με μη γραμμική παλινδρόμηση. Όμοια για την παράμετρο c . R^2 αφορά την λογαριθμική μορφή του power model. Βέλτιστα μοντέλα θεωρούνται τα μοντέλα με $\Delta AICc < 2$. Φυτά* αφορά δεδομένα από νησιά του Αιγαίου με έκταση μεγαλύτερη του 0.5 km²

Τάξο	Αρ. Νησιών	$Z_{(linear)}$	$Z_{(non linear)}$	$C_{(linear)}$	$C_{(non linear)}$	R^2	Βέλτιστα Μοντέλα
Πουλιά	74	0.32	0.32	5.5	5.85	0.79	ratio
Ερπετά	72	0.3	0.22	2.1	3.52	0.37	asympt, gomp, p1
Σαλιγκάρια	192	0.18	0.25	13.8	11.6	0.73	epm1
Ισόποδα	65	0.19	0.19	10	10.13	0.83	power, p1, p2, epm1
Tenebrionidae	38	0.28	0.27	6.61	7.02	0.75	power, epm1, epm2
Χειλόποδα	56	0.17	0.24	5.37	4.19	0.6	power, p2
Πεταλούδες	30	0.13	0.13	19.5	20.48	0.21	p1, ratio, koba, loga
Φυτά	109	0.35	0.3	100	146.7	0.73	-
Φυτά*	68	0.45	0.29	72.44	152.8	0.77	epm1, betap

Πίνακας 11β. Συγκεντρωτικός πίνακας της σχέσης έκτασης-αριθμού ειδών για διάφορα τάξα στο Αιγαίο, αφαιρώντας την Κρήτη και τα δορυφορικά της νησιά για κάθε τάξο

Τάξο	Αρ. Νησιών	$Z_{(linear)}$	$Z_{(non linear)}$	$C_{(linear)}$	$C_{(non linear)}$	R^2	Βέλτιστα Μοντέλα
Πουλιά	58	0.24	0.3	8.32	6.45	0.62	-
Ερπετά	64	0.27	0.29	2.57	2.56	0.41	ratio, p2, epm2
Σαλιγκάρια	160	0.18	0.2	13.7	13.4	0.73	epm1, powerR
Ισόποδα	59	0.18	0.19	10.47	10.31	0.86	epm1, powR, power, p2
Tenebrionidae	37	0.27	0.22	6.61	8.85	0.72	koba, loga, power
Χειλόποδα	42	0.12	0.15	6.76	6.41	0.27	monod, negexpo
Πεταλούδες	29	0.16	0.23	16.98	12.7	0.23	lin, epm2, ratio, power, p2
Φυτά	97	0.37	0.34	94.2	120.46	0.74	-
Φυτά*	61	0.48	0.33	62.2	122.4	0.79	wei3, heleg, mmf, epm1

3.3 Σύγκριση διαφορετικών ομάδων σε ίδια σεντ νησιών

Προσπαθώντας να μειώσουμε το bias που προκύπτει από τις συγκρίσεις μεταξύ διαφορετικών νησιών, και εκμεταλλευόμενοι κυρίως τον πλούτο των σεντ δεδομένων από μελέτες του ΜΦΙΚ, εξετάσαμε τη SAR για διαφορετικούς οργανισμούς σε κοινά νησιά. Οι συγκρίσεις αυτές εκτιμούμε πως έχουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον, καθώς μας δίνουν πληροφορίες για το πως η SAR διαφορετικών οργανισμών διαμορφώνεται στα ίδια νησιά, εξαλείφοντας το θόρυβο που δημιουργείται όταν συγκρίνουμε διαφορετικά νησιά, λόγω διαφορετικών συνθηκών σε αυτά (περιβαλλοντική ετερογένεια, υψόμετρο, απόσταση από πηγή, ηλικία νησιού, κ.α.)

Σαλιγκάρια Φυτά Πουλιά

Συγκρίναμε τα διαφορετικά μοντέλα (Πίνακας 12), κατασκευάσαμε τα multimodel averaging (Εικόνα 4), και υπολογίσαμε τις τιμές των παραμέτρων του power model (Πίνακας 13) για 28 κοινά νησιά (Παράρτημα 1) με έκταση από 4,65 ως 1636 km², για τις τρεις αυτές ομάδες. Πρόκειται για τρεις ομάδες που έχουν μελετηθεί σε μεγάλο βαθμό ως προς τη SAR και προφανώς έχουν σημαντικές διαφορές ως προς την ικανότητα διασποράς, τη βιολογία, και τον μέγιστο αριθμό ειδών.

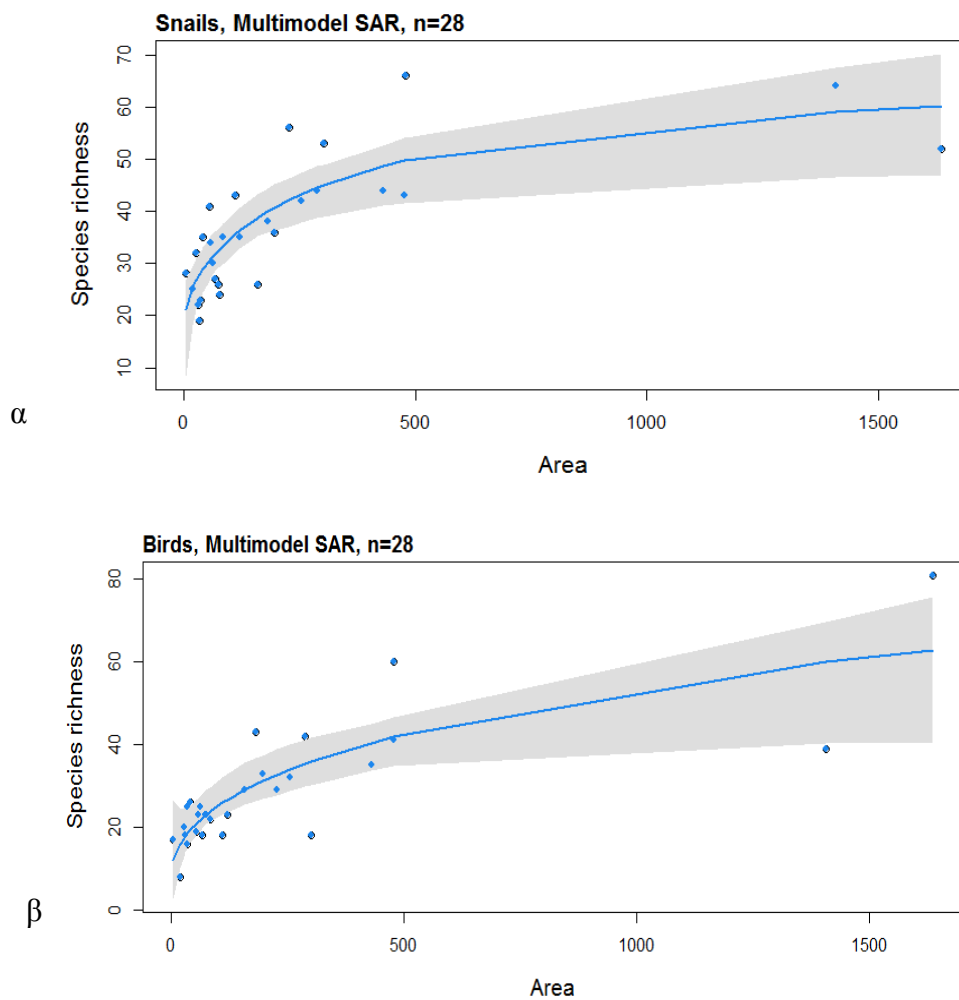
Πίνακας 12. Σύγκριση των μοντέλων που περιγράφουν τη SAR για τα φυτά, τα σαλιγκάρια και τα πουλιά σε ένα σεντ 28 κοινών νησιών του Αιγαίου. Δίνονται τα μοντέλα με wAIC>0.05

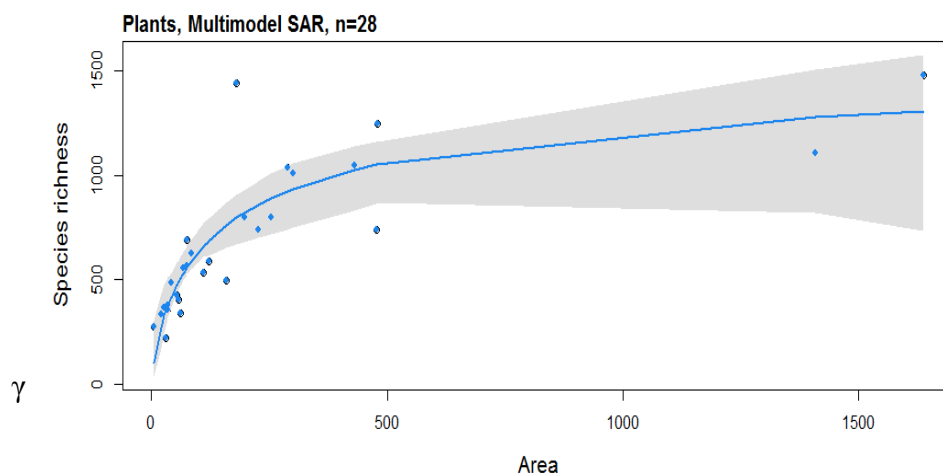
Φυτά				Πουλιά			Σαλιγκάρια		
Ranked models based on AICc weights									
	Model	weight	AICc	Model	weight	AICc	Model	weight	AICc
1	koba	0.229	297.11	power	0.242	126.60	asympt	0.276	118.06
2	monod	0.156	297.87	p2	0.095	128.48	ratio	0.182	118.89
3	ratio	0.118	298.44	epm2	0.090	128.58	power	0.139	119.43
4	wei3	0.082	299.17	epm1	0.084	128.71	p2	0.062	121.04
5	mmf	0.080	299.21	ratio	0.078	128.88	koba	0.052	121.40
6	epm1	0.067	299.57	asympt	0.066	129.21			
7	p1	0.066	299.61	mmf	0.062	129.34			
8	loga	0.056	299.91	wei3	0.062	129.34			
9	epm2	0.053	300.04	p1	0.062	129.34			
10				heleg	0.062	129.34			

Πίνακας 13. Τιμές των παραμέτρων του power model για 28 κοινά νησιά, υπολογισμένες με γραμμική παλινδρόμηση λογαριθμικά μετασχηματισμένων δεδομένων. Βέλτιστα θεωρούνται τα μοντέλα με $\Delta AIC < 2$

Τάξο	z	logc	R ²	Βέλτιστα Μοντέλα
Σαλιγκάρια	0.19	1.16	0.58	asympt, ratio, power
Φυτά	0.34	2.08	0.76	koba, monod, ratio, wei3
Πουλιά	0.28	0.85	0.61	power, p2, epm2

Εφαρμόζοντας t test για να ελέγξουμε αν οι διαφορές στα z είναι στατιστικά σημαντικές (Zar 1984), προκύπτει πως η μόνη στατιστικά σημαντική διαφορά είναι μεταξύ των z των φυτών και των σαλιγκαριών ($p=0.003$).





Εικόνα 4. Το multi-model averaging με διάστημα εμπιστοσύνης 95% για την SAR των
α) Σαλιγκαριών β) Πουλιών γ) Φυτών σε 28 ίδια νησιά

Ασπόνδυλα (Σαλιγκάρια, Ισόποδα, Tenebrionidae)

Επιπλέον, συγκρίναμε τα μοντέλα (Πίνακας 14) για 28 κοινά νησιά με εκτάσεις από 0,97 ως 430 km² (αναλυτικά στο Παράρτημα 1) για τα τρία σχετικά όμοια, αναφορικά με την ικανότητα διασποράς και τις οικολογικές απαιτήσεις, τάξα ασπονδύλων, με το power model να ανταποκρίνεται συνολικά καλύτερα στα δεδομένα. Τέλος υπολογίσαμε τις παραμέτρους του power model για το κάθε τάξο (Πίνακας 15 και Εικόνα 5).

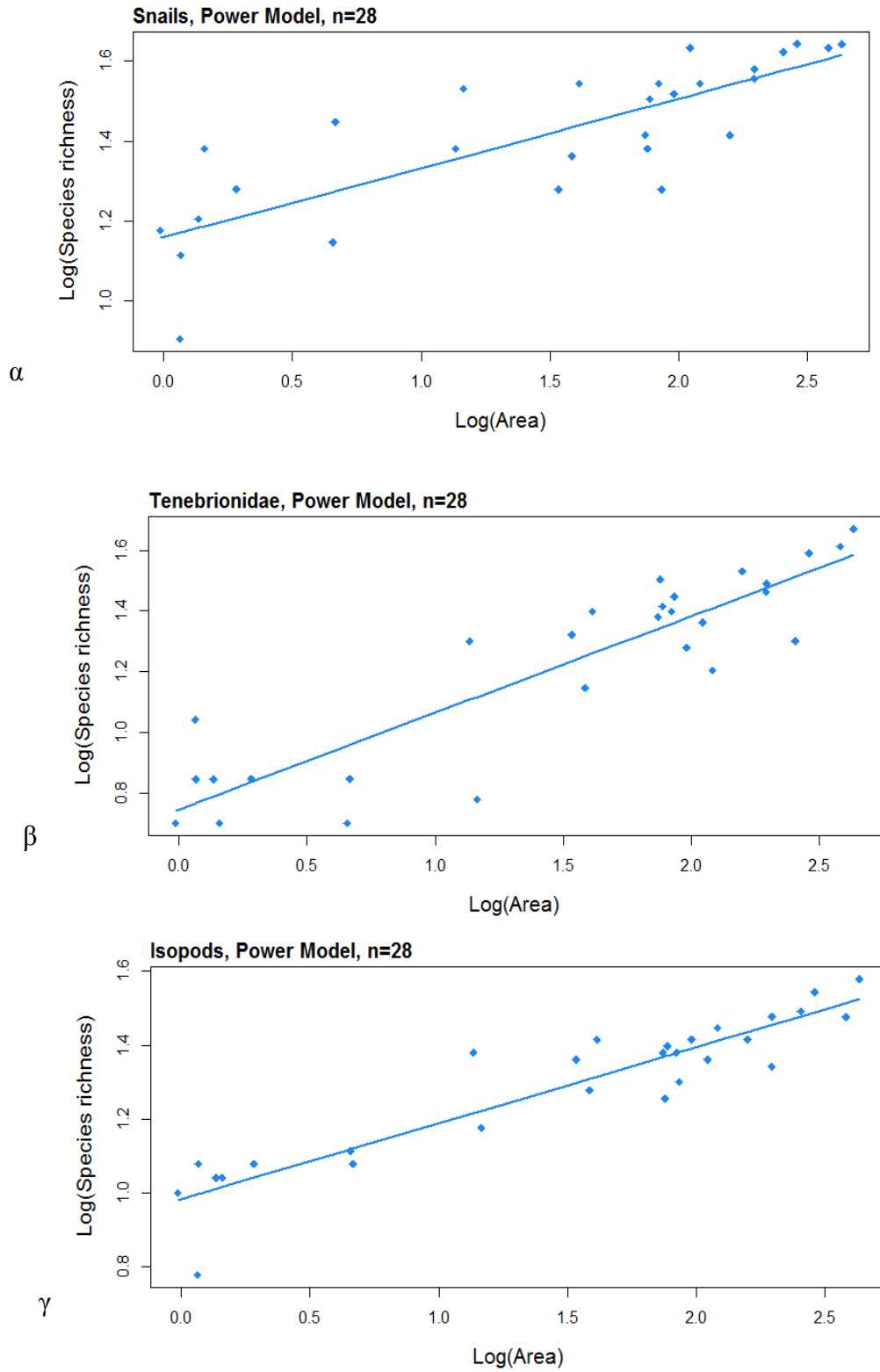
Πίνακας 14. Σύγκριση μοντέλων μεταξύ τάξων ασπονδύλων για 28 κοινά νησιά του Αιγαίου

Σαλιγκάρια			Ισόποδα			Tenebrionidae		
Model	weight	AICc	Model	weight	AICc	Model	weight	AICc
1 power	0.218	106.10	power	0.295	70.78	power	0.293	100.11
2 epm2	0.148	106.87	epm2	0.091	73.14	epm2	0.082	102.64
3 koba	0.081	108.07	p2	0.078	73.46	epm1	0.081	102.68
4 loga	0.080	108.09	epm1	0.077	73.46	p2	0.079	102.72
5 epm1	0.079	108.12	wei3	0.075	73.52	powR	0.078	102.75
6 p2	0.056	108.23	mmf	0.075	73.52	mmf	0.074	102.85

Πίνακας 15. Υπολογισμός των τιμών του power model ανά τάξη ασπονδύλων για 28 κοινά νησιά του Αιγαίου

Τάξη	z	logc	R ²
Snails	0.17	1.16	0.65
Isopods	0.21	0.98	0.86
Tenebrionidae	0.32	0.75	0.8

Πραγματοποιώντας t-test για να ελέγξουμε αν τα z διαφέρουν (αν οι ευθείες είναι παράλληλες) (Zar 1984), έχουμε ότι τα z των σαλιγκαριών και των ισόποδων δεν διαφέρουν σημαντικά ($p=0.34>0.05$), ενώ για το z των Tenebrionidae η διαφορά είναι στατιστικά σημαντική ως προς τα άλλα δύο τάξα ($p=0.0005$ και $p=0.0006$).



Εικόνα 5. Η λογαριθμική μορφή του power model για α)Σαλιγκάρια β)Κολεόπτερα Tenebrionidae γ)Ισόποδα σε 28 κοινά νησιά του Αιγαίου.

4. Συζήτηση

4.1 Η SAR των χερσαίων σαλιγκαριών στο Αιγαίο

Οι Welter-Schultes & Williams (1999) πραγματοποίησαν την πρώτη εργασία που αφορά τη SAR των χερσαίων σαλιγκαριών με δεδομένα από νησιά που κατανέμονται στο σύνολο του Αιγαίου. Κύριοι στόχοι της μελέτης τους, πέρα από την περιγραφή της SAR, ήταν να αποσαφηνίσει το ρόλο της έκτασης αυτής καθ' αυτής και της περιβαλλοντικής ετερογένειας στη μαλακοπανίδα του Αιγαίου, καθώς και αν αυτή οφείλεται κυρίως σε υπολειμματικές κατανομές (relictual) ή σε ισορροπία μεταξύ έκτασης και απομόνωσης (equilibrial). Στην προσπάθειά τους να αντιμετωπίσουν το υπαρκτό πρόβλημα της σημαντικής μεταφοράς σαλιγκαριών από τον άνθρωπο σε νησιά μελέτησαν τη SAR μόνο για τα “αυτόχθονα” είδη, αφαιρώντας τα “εισαγόμενα”. Ο διαχωρισμός αυτός, παρότι εδράζεται σε λογική βάση, εκτιμούμε ότι δημιουργεί περισσότερα προβλήματα από ότι επιλύει, καθώς η κατηγοριοποίηση σε αυτόχθονα και εισαγόμενα είδη είναι ιδιαίτερα δύσκολη και σε κάθε περίπτωση περιέχει μεγάλο βαθμό υποκειμενικότητας (Βαρδινογιάννη πρ. επικ.).

Η έκταση αρχικά και δευτερευόντως το υψόμετρο καθορίζουν τον αριθμό των ειδών, κάτι που οδήγησε στο συμπέρασμα ότι και η περιβαλλοντική ετερογένεια (που γενικά αυξάνεται παράλληλα με το υψόμετρο) επηρεάζει τη SAR των χερσαίων μαλακίων στο Αιγαίο (Welter-Schultes & Williams 1999). Η σημασία της περιβαλλοντικής ετερογένειας καταδείχθηκε ξεκάθαρα με το μοντέλο Choros και την εφαρμογή του στο Αιγαίο (Triantis et al. 2003).

Τέλος, παρότι η απόσταση από την πηγή εμφάνιζε (έστω και σχετικά ασθενή) συσχέτιση με τον αριθμό των ειδών, στηριζόμενοι κυρίως στο μεγάλο αριθμό ειδών της Κρήτης υποστηρίζουν ότι η μαλακοπανίδα του Αιγαίου είναι κατά βάση relictual, παρότι η απόσταση από την πηγή φαίνεται να επηρεάζει την SAR (Welter-Schultes & Williams 1999, table 2, p. 242).

Επιπλέον, ο ρόλος της απόστασης από την πηγή καταδεικνύεται και από το γεγονός ότι στις αναλύσεις μας για τα σαλιγκάρια (Πίνακας 2) τα 17 από τα 19 νησιά με τα μεγαλύτερα θετικά residuals (με μεγαλύτερο αριθμό ειδών από τον προβλεπόμενο) είναι δορυφορικά νησιά, δηλαδή νησιά που βρίσκονται κοντά σε ένα μεγαλύτερο νησί που λειτουργεί ως πηγή (εξαιρέσεις

αποτελούν η Κρήτη και η Σάμος). Αντίθετα, τα νησιά με τα μεγαλύτερα αρνητικά residuals (μικρότερο αριθμό ειδών από τον προβλεπόμενο) μπορούν να υπαχθούν σε 3 κατηγορίες. Νησιά ηφαιστειογενή με λίγα ασβεστούχα εδάφη (πχ Μήλος, Θηρασία), νησιά μικρού μεγέθους με μεγάλη απόσταση από πηγή (πχ Μπούβες, Χριστιανή, Χαμηλή), και νησιά με μικρότερη δειγματοληπτική προσπάθεια ή μη επαρκή σετ δεδομένων, στα οποία αναμένουμε να βρεθούν στο μέλλον περισσότερα είδη (Σποράδες).

Ειδική θέση στη μελέτη της μαλακοπανίδας του Αιγαίου έχει η Κρήτη, καθώς αφενός ο αριθμός των ειδών της είναι εξαιρετικά μεγάλος – σε σχέση με τα άλλα μεγαλύτερα νησιά του Αιγαίου- κάτι που κατ' αναλογία δεν παρατηρείται για κανένα άλλο τάξο που μελετήσαμε. Αφετέρου και ο αριθμός των ενδημικών ειδών είναι ιδιαίτερα μεγάλος (80 είδη) κάτι που εκτός των άλλων συνέβαλε και στην έκφραση της θεωρίας της μη προσαρμοστικής διάσπασης (non-adaptive radiation) (Gittenberger 1991). Εκτιμούμε ότι ο εξαιρετικά μεγάλος αριθμός σαλιγκαριών της Κρήτης οφείλεται σε ένα συνδυασμό υπερβολικού splitting στην ταξινόμηση (ειδικά στα γένη *Albinaria*, *Mastus*, *Xerocrassa*) και της ιδιαίτερης ικανότητας των χερσαίων σαλιγκαριών να εκμεταλλεύονται την έντονη περιβαλλοντική ετερογένεια της Κρήτης.

Αναφορικά με τα διαφορετικά μοντέλα, ένα αρκετά ενδιαφέρον εύρημα είναι πως το καλύτερο μοντέλο συνολικά για το Αιγαίο δεν είναι απαραίτητα το καλύτερο ή ακόμη και μέσα στα καλύτερα για να περιγράψει τη SAR στα επιμέρους νησιώτικα συγκροτήματα (Πίνακας 2). Αυτό ενδεχομένως να οφείλεται στο γεγονός ότι διαφορετικοί παράγοντες καθορίζουν τη μορφή και τη σύσταση της SAR στα επιμέρους συγκροτήματα, είτε σε συγκεκριμένες παραμέτρους των συγκροτημάτων που επηρεάζουν τη βαθμολόγηση των μοντέλων, όπως ο συνολικός αριθμός των νησιών ή ο λόγος μέγιστης προς ελάχιστης έκτασης (A_{\max}/A_{\min}) (βλ. Matthews et al. 2016a).

Επιπρόσθετα, για το σύνολο των νησιών του Αιγαίου -χωρίς την Κρήτη και τα δορυφορικά της νησιά- αφαιρώντας τα μικρά νησιά (μικρότερα από 0.5, 1 km² και από 5, 10 km² αντίστοιχα, βλ. Πίνακα 4) τα βέλτιστα μοντέλα αλλάζουν σημαντικά, ενώ μάλιστα για νησιά με έκταση μεγαλύτερη των 5 και 10 km², μοντέλα που προβλέπουν ασύμπτωτη ανταποκρίνονται καλύτερα στα δεδομένα - παρότι τα συγκεκριμένα μοντέλα (rational, asymptotic regression) στο σύνολο είναι εξαιρετικά αδύναμα στην περιγραφή των δεδομένων (Πίνακας 4). Η παρατήρηση αυτή,

αποτελεί ακόμα μια ένδειξη του σημαντικού ρόλου του A_{\max}/A_{\min} στην αξιολόγηση των μοντέλων, αλλά και της αναγκαιότητας ολοκληρωμένων και όχι αποσπασματικών σετ δεδομένων, ενώ επιπλέον χρήζει περαιτέρω διερεύνησης σε μεγαλύτερο αριθμό σετ δεδομένων από διαφορετικά αρχιπελάγη και ομάδες.

4.2 Σύγκριση μοντέλων στο Αιγαίο

Παρότι αρκετές μελέτες της SAR έχουν πραγματοποιηθεί στο Αιγαίο, λίγες αναφέρονται σε συγκρίσεις μεταξύ τάξων πέραν των παραμέτρων του power model, κυρίως επειδή ελάχιστες εξετάζουν περισσότερα από ένα ή δύο μοντέλα. Εξαιρέσεις αποτελούν οι εργασίες των Fattorini (2002) για τα Tenebrionidae, όπου συγκρίθηκαν 3 διαφορετικά μοντέλα για 32 νησιά, και κυρίως οι εργασίες των Simaiakis et al. (2011) για τα ισόποδα, των Sfenthourakis & Panitsa (2012) για τα φυτά και των Kaloveloni et al. (2018) για τις μέλισσες, όπου συγκρίνονται αρκετά διαφορετικά μοντέλα, χρησιμοποιώντας information theoretic framework.

Στη συγκεκριμένη εργασία διερευνήσαμε πέρα από την καταλληλότητα διαφορετικών μοντέλων, το αν μπορεί να θεωρηθεί κάποιο συγκεκριμένο μοντέλο καλύτερο γενικά για το Αιγαίο, ανεξάρτητα του υπό μελέτη τάξου. Συνολικά για το Αιγαίο φαίνεται πως δεν υπάρχει ένα καλύτερο μοντέλο. Ενώ για τα ασπόνδυλα (ισόποδα, σκαθάρια, σαλιγκάρια, και μέλισσες (από Kaloveloni et al. 2018)) το κλασικό power model (και δευτερευόντως μοντέλα που προκύπτουν από επέκταση/τροποποίηση αυτού) ανταποκρίνεται καλύτερα στα δεδομένα, η κατάσταση αντιστρέφεται στα σπονδυλωτά, όπου σιγμοειδή ή μοντέλα με ασύμπτωτη εκφράζουν καλύτερα τη SAR. Καθώς στα πλαίσια της παρούσας μελέτης δεν μπορούμε να γενικεύσουμε τα αποτελέσματα πέραν του αρχιπελάγους του Αιγαίου, εκτιμούμε πως θα είχε ιδιαίτερο ενδιαφέρον να εξεταστεί αν και σε άλλα αρχιπελάγη, και κυρίως σε άλλα ηπειρωτικά νησιά, μοντέλα σιγμοειδή ή με ασύμπτωτη ανταποκρίνονται καλύτερα στα σπονδυλωτά.

Επίσης αναφορικά με τα φυτά, για το σύνολο των νησιών του Αιγαίου δεν μπορούμε να βγάλουμε κάποιο ασφαλές συμπέρασμα, καθώς όλα τα μοντέλα απέτυχαν στα residuals tests. Εκτιμούμε ως πιθανότερη εξήγηση γι' αυτό το συνδυασμό του μεγάλου αριθμού ειδών αλλά και του ιδιαίτερα αυξημένου αριθμού μικρών νησιών στο δείγμα μας, με αποτέλεσμα την περαιτέρω αύξηση της μεταβλητότητας. Επιπλέον, πιστεύουμε ότι η μελέτη της SAR στα φυτά θα ήταν

προτιμότερο να πραγματοποιείται σε μικρότερες ομαδοποιήσεις (π.χ. Aranda et al. 2012; Patiño et al. 2014), καθώς σε ολόκληρο το Βασίλειο των Φυτών περιλαμβάνονται εξαιρετικά διαφοροποιημένοι οργανισμοί. Επίσης, ειδικά για τα φυτά η απόκλιση στον υπολογισμό των παραμέτρων του power model ανάλογα με το αν χρησιμοποιούνται μετασχηματισμένα δεδομένα ή μη είναι ιδιαίτερα μεγάλη (βλ. Πίνακα 10), κάτι που πιθανότατα σχετίζεται με τον μεγάλο αριθμό ειδών. Εκτιμούμε ότι ο ορθότερος τρόπος υπολογισμού των παραμέτρων είναι με μη γραμμική παλινδρόμηση, όμως αυτό είναι ένα ζήτημα που ξεφεύγει από τα πλαίσια της εργασίας. Έτσι περιοριζόμαστε απλά να τονίσουμε πως οι συγκρίσεις με παλαιότερες μελέτες πρέπει να γίνονται με προσοχή, και να ελέγχεται ότι συγκρίνουμε τιμές των παραμέτρων που έχουν προκύψει από την ίδια μέθοδο.

Τέλος, στα χειλόποδα και τα λεπιδόπτερα η συσχέτιση του αριθμού των ειδών με την έκταση είναι ιδιαίτερα ασθενής και πιθανότατα στα συγκεκριμένα τάξα να κυριαρχούν άλλοι παράγοντες, όπως η απόσταση από την πηγή (για πεταλούδες βλ. Dennis et al. 2001), στη διαμόρφωση της πανίδας των νησιών.

4.3 Σύγκριση διαφορετικών τάξων σε ίδια σελ νησιών

Αρχικά, εξετάζοντας δεδομένα από σαλιγκάρια, πουλιά και φυτά βλέπουμε αφενός πως υπάρχει αρκετή αβεβαιότητα, καθώς πολλά μοντέλα ανταποκρίνονται εξ' ίσου καλά στα δεδομένα, αφετέρου διαφορετικά μοντέλα εξηγούν καλύτερα τα δεδομένα ανά ομάδα.

Αξίζει να σημειωθεί ότι στα πλαίσια του multi-model averaging (Εικόνα 5) το μόνο νησί που βρίσκεται πάνω από το 95% όριο εμπιστοσύνης και για τις τρεις ομάδες είναι η Σάμος, έτσι θα μπορούσαμε να τη χαρακτηρίσουμε ως hotspot βιοποικιλότητας.

Επιπλέον, συγκρίνοντας το z της λογαριθμικής εξίσωσης βρίσκουμε, όπως ίσως αναμενόταν από προηγούμενες μελέτες για το σύνολο του Αιγαίου και τις δύο ομάδες (Welter-Schultes & Williams 1999, Καγιαμπάκη 2011), πως τα φυτά έχουν μεγαλύτερο z από τα σαλιγκάρια. Αλλά θεωρούμε τουλάχιστον αμφιλεγόμενη τη σύγκριση και την προσπάθεια βιολογικής ερμηνείας στη διαφορά μεταξύ των z ενός ολόκληρου Βασιλείου με μιας ομοταξίας, που αποτελεί ένα μικρό υποσύνολο της συνολικής πανίδας. Επίσης, υπάρχουν σημαντικές διαφορές στην οικολογία των οργανισμών και στην απόκρισή τους στην αύξηση του αριθμού των ενδιαιτημάτων, αλλά και

στην ικανότητα διασποράς των διαφόρων ειδών, που καθιστούν τη σύγκριση μη αντικειμενική (Καγιαμπάκη 2011).

Κατόπιν, συγκρίνοντας δεδομένα από σαλιγκάρια, ισόποδα και Tenebrionidae, το power model φαίνεται να περιγράφει καλύτερα τη SAR και για τα τρία τάξα, ακολουθούμενο από μοντέλα που προκύπτουν από τροποποίηση/επέκτασή του (Πίνακας 15). Αναφορικά με την παράμετρο z , στα Tenebrionidae η κλίση είναι σημαντικά μεγαλύτερη, κάτι που δυσκολευόμαστε να εξηγήσουμε βιολογικά, αλλά σε αντίθεση με τα φυτά, εκτιμούμε πως είναι αρκετά πιθανότερο αυτή η διαφοροποίηση να έχει και βιολογική πέρα από στατιστική ερμηνεία. Πιθανή αιτία του αυξημένου z για τα Tenebrionidae σε σχέση με τα σαλιγκάρια θα μπορούσε να αποτελεί η αποτελεσματικότερη εκμετάλλευση των (λίγων διαθέσιμων) ενδαιτημάτων από τα σαλιγκάρια στα νησιά με μικρή έκταση. Έτσι στα μικρότερα νησιά έχουμε αυξημένο αριθμό ειδών σαλιγκαριών, κάτι που εντέλει οδηγεί σε μικρότερο z . Παρόλα αυτά, όπως έχει τονιστεί στη βιβλιογραφία (Brown & Lomolino 1998; Tjørve & Tjørve; Matthews et al. 2019b) το z πρέπει να εξετάζεται μαζί με το $\log c$.

4.4 Η σημασία και η βιολογική ερμηνεία των παραμέτρων του power model

Όπως αναφέρθηκε και εισαγωγικά το power model είναι γενικά το καλύτερο για να περιγράψει και να εκφράσει τη SAR (Triantis et al 2012; Matthews et al. 2016a) σε παγκόσμια κλίμακα. Παρόλα αυτά, θεμελιώδη ερωτήματα που αφορούν τη SAR δεν έχουν ακόμη απαντηθεί. Αρχικά, η σημασία των παραμέτρων c και z και η αλληλεπίδραση τους με άλλες, ενδογενείς ιδιότητες του συστήματος που μελετάται (αριθμός νησιών, εύρος της έκτασης των νησιών) δεν έχει πλήρως διαλευκανθεί (βλ. Matthews et al. 2016a, 2019b).

Ένα ενδιαφέρον παράδειγμα, εκτιμούμε πως είναι η διαφοροποίηση μεταξύ των παραμέτρων του power model στις Κυκλάδες που μελέτησε ο Μυλωνάς (1984) ($n=24$), με τις παραμέτρους που προκύπτουν όταν στις Κυκλάδες προσθέσουμε το νησιωτικό συγκρότημα της Αστυπάλαιας, και άλλα σχετικά μικρά σε μέγεθος νησιά ($n=45$) (αναλυτικά τα νησιά στο Παράρτημα 1). Το z από 0.28 μειώνεται σε 0.16 με την προσθήκη των νησιών, ενώ αντίθετα το c αυξάνεται από 7.76 σε 12.9. Το αποτέλεσμα αυτό, αρχικά τονίζει για μια ακόμη φορά την αλληλεπίδραση μεταξύ των

παραμέτρων του power model (Gould 1979; Brown & Lomolino 1998; Tjørve & Tjørve 2017), αλλά και την ανάγκη απ'τη μία να μελετώνται μαζί, όσο και να ποσοτικοποιηθεί η αλληλεπίδραση τους, ώστε να κατανοηθούν βαθύτερα οι μηχανισμοί που καθορίζουν και διαμορφώνουν τη SAR (βλ. Matthews et al. 2019b). Επιπλέον, οι αποκλίσεις αυτές καταδεικνύουν το ρόλο και άλλων εξωγενών παραγόντων που επηρεάζουν τη σχέση έκτασης αριθμού ειδών, όπως ιδιαίτερα χαρακτηριστικά των υπό μελέτη νησιών (π.χ. ηλικία και την απόσταση τους από την πηγή). Τέλος, επισημαίνουμε πως κατά την άποψή μας στην προσπάθεια για βιολογική ερμηνεία των παραμέτρων του power model, πρέπει να λαμβάνονται υπόψη (μόνο) πλήρη σετ δεδομένων, καθώς όπως φαίνεται η μεταβλητότητα στις παραμέτρους μπορεί να είναι ιδιαίτερα μεγάλη, ακόμη και για σετ δεδομένων με νησιά τα οποία έχουν επαρκείς δειγματοληψίες, όταν προστεθούν στοιχεία από επιπλέον νησιά.

Παρότι έχει πραγματοποιηθεί πλειάδα εργασιών στην προσπάθεια βιολογικής ερμηνείας των παραμέτρων του power model, μέχρι τώρα έχει καθοριστεί κατά βάση ένα πλαίσιο ευρέων γενικεύσεων όπου το logc τείνει να μειώνεται και το z να αυξάνεται με την αύξηση της απομόνωσης. Όμως, από την άλλη οι παράμετροι του power model για νησιά μακριά από την πηγή, κοντινά σε ακτές, εσωτερικά, ακόμη και οικολογικά έχουν εμφανίσει μεγάλη αλληλοεπικάλυψη (βλ. Triantis et al. 2012; Matthews et al. 2016a; Fattorini et al. 2017). Σε αυτό το πλαίσιο συμφωνούμε απόλυτα με τους Matthews και συνεργάτες (2019b) που αναφέρουν ότι παρόλο που η θεωρία της βιογεωγραφίας υποθέτει προβλέψιμη μεταβλητότητα στις παραμέτρους του power model σε σχέση κυρίως με την απομόνωση του συγκροτήματος που μελετάται, το συμπέρασμα αυτό υποστηρίζεται αδύναμα από τις προηγούμενες μελέτες, που κατά βάση έχουν περιοριστεί στο να εξετάζουν τις δυο παραμέτρους ξεχωριστά και υπεραπλουστευτικά (Matthews et al. 2019b). Αντίθετα, χρησιμοποιώντας Structural equation models (SEMs), έδειξαν πως ενδοαρχιπελαγικές διεργασίες διαμορφώνουν τα πρότυπα της ποικιλότητας των ειδών στα νησιά περισσότερο από ότι η απομόνωση από την πηγή των ειδών (Matthews et al. 2019b).

Με βάση αυτά θεωρούμε πως η παραδοσιακή αντίληψη για τη βιολογική σημασία και ερμηνεία των παραμέτρων του power model πρέπει να χρησιμοποιείται με ιδιαίτερη επιφυλακτικότητα και

κυρίως για σκοπούς ιστορικότητας. Από την άλλη για να προσεγγίσουμε ορθά τη βιολογική ερμηνεία των παραμέτρων του power model, και ενδεχομένως και άλλων μοντέλων μελλοντικά, δεν πρέπει να χρησιμοποιούμε ad hoc ερμηνείες και συσχετίσεις των παραμέτρων που υπολογίζουμε, άλλα μαθηματική και στατιστική ανάλυση, ποσοτικοποιώντας τις επιπτώσεις διάφορων βιολογικών παραγόντων στη μεταβολή των παραμέτρων (όπως στο Matthews et al. 2019b).

4.5 Μοντέλα και μελλοντικά ερωτήματα

Παρόλη την πρόσφατη σημαντική πρόοδο στη γνώση μας και τον τρόπο που εξετάζουμε την SAR, δεν υπάρχει ακόμη απόλυτη συμφωνία για το πως ξεχωριστοί παράγοντες και μηχανισμοί καθορίζουν τη SAR για διαφορετικά τάξα, περιβαλλοντικές συνθήκες και χωρικές κλίμακες. Αυτή η βαθύτερη κατανόηση είναι βασική ώστε η SAR να χρησιμοποιείται αποτελεσματικά ως προβλεπτικό εργαλείο στη διαχείριση της βιοποικιλότητας.

Ιδιαίτερο ενδιαφέρον παρουσιάζει η περαιτέρω διερεύνηση του multi-model averaging (για review βλ. Dormann et al. 2018), όμως παρόλη τη θεωρητική υπεροχή του σε ότι αφορά την καλύτερη ικανότητα προβλέψεων (extrapolation capability) (Burnham & Anderson 2002), σε πρόσφατη μελέτη για οικολογικά νησιά, το power model έδωσε ακριβέστερες προβλέψεις (Matthews & Aspin 2019). Παρόλα αυτά, η αποτελεσματικότητά του όσον αφορά προβλέψεις σε πραγματικά νησιά δεν έχει μελετηθεί καθόλου και τα αποτελέσματα ενδέχεται να διαφέρουν αρκετά από τα οικολογικά νησιά.

Επίσης ένα κεφαλαιώδες ερώτημα που μένει να απαντηθεί, είναι αν για συγκεκριμένα τάξα υπάρχει “σημαντικά” καλύτερο μοντέλο που να περιγράφει γενικά τη SAR καλύτερα από το power.

Τέλος, τώρα που ο υπολογισμός και η σύγκριση μεταξύ των μοντέλων έχει καταστεί αρκετά εύκολη υπολογιστικά (Guilhaumon 2010; Matthews et al. 2019a), ειδικά όσον αφορά τη συμβολή της SAR στη χάραξη στρατηγικών διαχείρισης, η επιλογή του καλύτερου μοντέλου, ή ακόμη και του συνδυασμού των καλύτερων μοντέλων ανά περίπτωση εκτιμούμε πως δεν υπάρχει λόγος να μην προτιμάται.

5. Συμπεράσματα

Γενικά για τη σχέση έκτασης – αριθμού ειδών στο Αιγαίο

Για τα χερσαία σαλιγκάρια, τα χερσαία ισόποδα, τα κολεόπτερα της οικογένειας Tenebrionidae, τα φυτά, τα πουλιά και τα ερπετά και αμφίβια (πλην της Κρήτης) των νησιών του Αιγαίου υπάρχει ισχυρή συσχέτιση ανάμεσα στην έκταση και στον αριθμό των ειδών. Ακολουθείται ο κανόνας της αύξησης του αριθμού των ειδών με την αύξηση της έκτασης, παρότι δεν επικρατεί ένα μοντέλο ως βέλτιστο για την περιγραφή της. Αντίθετα για τις πεταλούδες και τα χειλόποδα (πλην της Κρήτης) των νησιών του Αιγαίου η συσχέτιση μεταξύ έκτασης και αριθμού ειδών είναι ιδιαίτερα ασθενής.

Σχετικά με την αποτελεσματικότητα των μοντέλων

Δεν υπάρχει ένα καλύτερο μοντέλο για να περιγράψει τη SAR στο Αιγαίο, ανεξάρτητα του τάξου που μελετάται. Σε γενικές γραμμές φαίνεται πως το power model υπερέχει σε ότι αφορά τα ασπόνδυλα, ενώ για τα σπονδυλωτά (πουλιά, ερπετά και αμφίβια) περισσότερο πολύπλοκα, και μοντέλα που προβλέπουν ασύμπτωτη εξηγούν καλύτερα τα δεδομένα. Περαιτέρω διερεύνηση χρειάζεται για να εκτιμήσουμε αν αυτό είναι ένα γενικευμένο πρότυπο για τα σπονδυλωτά γενικά, είτε τα σπονδυλωτά σε ηπειρωτικά αρχιπελάγη.

Βιβλιογραφία

Anastasiou, I., Papadopoulou, A., Trichas A. (2018). Tenebrionid Beetles of the Aegean Archipelago: Historical Review, Current Knowledge and Future Directions. In : Sfenthourakis et al. (Eds), Biogeography and Biodiversity of the Aegean. In honour of Prof. Moysis Mylonas. Broken Hill Publishers Ltd, Nicosia, Cyprus.

Aranda, S., Gabriel, R., Borges, P.A.V, Santos, A., Hortal, J., & Baselga, A., Lobo, J. (2013). How do different dispersal modes shape the species–area relationship? Evidence for between-group coherence in the Macaronesian flora. *Global Ecology and Biogeography*. 22. 483-493.

Archibald, E.E.A. (1949). The specific character of plant communities: II. A quantitative approach. *Journal of Ecology*, 37, 274–288.

Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.

Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58, 445–449.

Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*, 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York.

Coleman, B.D. (1981). On random placement and species-area relations. *Mathematical Biosciences* 54: 191-215.

Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of the species–area relationship. *The American Naturalist*, 113, 791–833.

Connor, E.F. & McCoy, E.D. (2012). Species Area Relationships. In Levin, S.A. 2012, *Encyclopedia of biodiversity: Second edition*. Elsevier Inc.

Dengler, J. (2009). Which function describes the species–area relationship best? A review and empirical evaluation. *Journal of Biogeography*, 36, 728–744.

Dennis, R.L.H., Tim G. Shreeve, T.G., Olivier, A., Coutsis J.G. (2001). Contemporary geography dominates butterfly diversity gradients within the Aegean archipelago (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Journal of Biogeography*, 27, 1365–1383

Dormann, C., Calabrese, J., Guillerá-Arroita, G., Matechou, E., Bahn, V., Bartoń, K., Beale, C., Ciuti, S., Elith, J., Gerstner, K., Guélat, J., Keil, P., Lahoz-Monfort, J., Pollock, L., Reineking, B., Roberts, D., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D., Hartig, F. (2018). Model averaging in ecology: a review of Bayesian, information-theoretic and tactical approaches. *Ecological Monographs*. 88.

Drakare, S., Lennon, J.J. & Hillebrand, H. (2006). The imprint of geographical, evolutionary and ecological

context on species–area relationships. *Ecology Letters*, 9, 215–227.

Fattorini, S. (2002). Biogeography of the tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Aegean Islands (Greece). *Journal of Biogeography*, 29, 49–67.

Fattorini, S. (2007). To fit or not to fit? A poorly fitting procedure produces inconsistent results when the species–area relationship is used to locate hotspots. *Biodiversity Conservation* 16: 2531-2538.

Fattorini, S., Borges, P.A.V., Dapporto, L., Strona, G. (2016). What can the parameters of the species–area relationship (SAR) tell us? Insights from Mediterranean islands. *Journal of Biogeography*, 44, 1018–1028

Flather, C.H. (1996). Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity. *Journal of Biogeography*, 23, 155–168.

Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, New York.

Gao, D., Cao, Z., Xu, P., Perry, G. (2019). On piecewise models and species–area patterns. *Ecology and Evolution*. 00, 1–11.

Gentile, G. & Argano, R. (2005). Island biogeography of the Mediterranean sea: the species-area relationship for terrestrial isopods. *Journal of Biogeography*, 32: 1715-1726.

Gittenberger, E. (1991). What about non-adaptive radiation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 43(4), 263–272.

Gleason, H.A. (1922). On the Relation Between Species and Area. *Ecology*, 3, 158-162

Gould, S.J. (1979). An allometric interpretation of species–area curves: the meaning of the coefficient. *The American Naturalist*, 114, 335–343.

Gray, J.S., Ugland, K.I. & Lamshead, J. (2004). On species accumulation and species–area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 567–568.

Guilhaumon, F., Gimenez, O., Gaston, K.J. & Mouillot, D. (2008). Taxonomic and regional uncertainty in species–area relationships and the identification of richness hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 105, 15458–15463.

Guilhaumon, F., Mouillot, D. & Gimenez, O. (2010). mmSAR: an R-package for multimodel species-area relationship inference. *Ecography*, 33, 420–424.

Haila, Y. (1986). On the Semiotic Dimension of Ecological Theory: The Case of Island Biogeography. *Biology and Philosophy*, 1, 377-387.

Haila, Y. (1990). Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. *Journal of Biogeography*, 17, 561-568

- Harte, J., McCarthy, S., Taylor, K., Kinzig, A., Fischer, M. (1999). Estimating Species-Area Relationships from plot to landscape scale using species Spatial-Turnover data. *Oikos*. 86, 45.
- He, F.L. & Legendre, P. (1996). On species–area relations. *The American Naturalist*, 148, 719–737.
- Iliadou, E., Kallimanis, S.A., Dimopoulos, P., Panitsa, M. (2014). Comparing the two Greek archipelagos plant species diversity and endemism patterns highlight the importance of isolation and precipitation as biodiversity drivers. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 21, 16.
- Kaloveloni, A., Tscheulin, T., Petanidou, T. (2018). Geography, climate, ecology: What is more important in determining bee diversity in the Aegean Archipelago? *Journal of Biogeography*. 1–11.
- Kilburn, P.D. (1966). Analysis of the species-area relation. *Ecology* 47: 831-843.
- Lomolino, M.V. (2000a). Ecology’s most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26.
- Lomolino, M.V. (2000b). A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 1–6.
- Lomolino, M.V. (2001). The species–area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography*, 25, 1–21.
- Lomolino, M.V. & Weiser, M.D. (2001). Towards a more general species–area relationship: diversity on all islands, great and small. *Journal of Biogeography*, 28, 431–445.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, NJ.
- Martin, T.E. (1981). Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *American Naturalist* 118:823-837.
- Martin, H.G. & Goldenfeld, N. (2006). On the origin and robustness of power-law species-area relationships in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103, (27) 10310 –10315
- Matthews, T.J., Guilhaumon, F., Triantis, K.A., Borregaard, M.K., & Whittaker, R.J. (2016a). On the form of species–area relationships in habitat islands and true islands. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 847–858.
- Matthews, T.J., Triantis, K.A., Rigal, F., Borregaard, M.K., Guilhaumon, F., & Whittaker, R.J. (2016b). Island species–area relationships and species accumulation curves are not equivalent: An analysis of habitat island datasets. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 607–618.
- Matthews, T.J. & Aspin, T.W.H. (2019). Model averaging fails to improve the extrapolation capability of the island species–area relationship. *Journal of Biogeography*, 46, 1558–1568
- Matthews, T.J., Triantis, K.A., Whittaker, R.J., & Guilhaumon, F. (2019a). sars: An R package for fitting, evaluating and comparing species–area relationship models. *Ecography* 41. (ver. 1.2.1)

- Matthews, T.J., Rigal, F., Triantis, K.A., Whittaker, R.J. (2019b). A global model of island species–area relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116 (25), 12337-12342
- May, R.M. (1975) Patterns of species abundance and diversity. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M.L. Cody and J.M. Diamond), pp. 81–120. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Niering, W.A. (1963). Terrestrial ecology of Kapingamarangi Atoll, Caroline islands. *Ecol.Monogr.*, 33:131-160.
- Nilsson, S.G., Bengtsson, J., As, S. (1988) Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology*, 57, 685–704.
- Panitsa, M., Tzanoudakis, D., Triantis, K.A., Sfenthourakis, S. (2006). Patterns of species richness on very small islands: the plants of the Aegean archipelago. *Journal of Biogeography*, 33, 1223-1234
- Panitsa, M., Trigas, P., Iatrou, G., Sfenthourakis, S. (2010). Factors affecting plant species richness and endemism on land-bridge islands—An example from the East Aegean archipelago. *Acta Oecologica*, 36, 431-437
- Patiño J., Weigelt P., Guilhaumon F., Kreft H., Triantis K.A., Naranjo-Cigala A., Sólymos P., Vanderpoorten A. (2014). Differences in species–area relationships among the major lineages of land plants: a macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1275-1283
- Preston, F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43, 185–215.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Richards, S.A. (2008). Dealing with overdispersed count data in applied ecology. *Journal of Applied Ecology*. 45, 218-227.
- Ricklefs, R.E. & Lovette, I.J. (1999). The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68, 1142-1160.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, New York.
- Rosenzweig, M.L. (2003). Reconciliation ecology and the future of species diversity. *Oryx* 37:194-205.
- Rosenzweig, M. L. (2004). Applying species–area relationships to the conservation of species diversity. – In: *Frontiers of biogeography. New directions in the geography of nature*, (eds) Lomolino, M. V. & Heaney, L. R., pp. 325–343. Sinauer.
- Rosenzweig, M.L. & Ziv, Y. (1999). The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography* 22: 614–628.
- Royall, R.M. (1997) *Statistical Evidence. A Likelihood Paradigm*. Chapman & Hall, New York.
- Rydin, H. & Borgegard, S.O. (1988). Plant species richness on islands over a century of primary succession:

Lake Hjaelmaren. *Ecology*, 69, 916-927.

Sakellariou, D. & Galanidou, N. (2015). Pleistocene submerged landscapes and Palaeolithic archaeology in the tectonically active Aegean region. *Geological Society London Special Publications*. 411.

Santos, A.M.C., Whittaker, R.J., Triantis, K.A., Jones, O.R., Borges, P.A.V., Quicke, D.L.J. & Hortal, J. (2010). Are species–area relationships from entire archipelagos congruent with those of their constituent islands? *Global Ecology and Biogeography*, 19, 527–540.

Scheiner, S.M. (2003). Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 441–447.

Schmalfuss, H., Paragamian, K., Sfenthourakis, S. (2004). The terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea) of Crete and the surrounding islands. *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. A Nr. 662*

Sfenthourakis, S. (1996). The species-area relationship of terrestrial isopods (Isopoda; Oniscidea) from the Aegean archipelago (Greece): a comparative study. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5, 149-157

Sfenthourakis, S. & Panitsa, M. (2012). From plots to islands: species diversity at different scales. *Journal of Biogeography*, 39, 750-759

Sfenthourakis, S., Triantis, K.A. (2017). The Aegean archipelago: a natural laboratory of evolution, ecology and civilisations. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 24, 1-13

Simaiakis, S., Voulgaris, G., Mylonas, M. (2007). A revised catalogue of the centipedes (Chilopoda) of the North Aegean Archipelago with particular reference to the islands of Híos, Límnos and Skyros. *Belgian Journal of Zoology*. 137

Simaiakis, S., Tjørve, E., Gentile, G., Minelli, A., Mylonas, M. (2011). The species–area relationship in centipedes (Myriapoda: Chilopoda): a comparison between Mediterranean island groups. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 146-159

Simaiakis, S., Dretakis, M., Barboutis, C., Katritis, T., Portolou, D., Xirouchakis, S. (2012). Breeding land birds across the Greek islands: A biogeographic study with emphasis on faunal similarity, species-area relationships and nestedness. *Journal of Ornithology*. 153

Simberloff, D. (1976). Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, 194, 572–578.

Strid, A. & Tan, K. (eds.) (1997-2002). *Flora Hellenica*, Vols. 1 & 2, Koeltz Scientific Books.

Sugihara, G. (1981). $S = CAz$, $z = 1/4$: a reply to Connor and McCoy. *The American Naturalist*, 117, 790–793.

Tjørve, E. (2003). Shapes and functions of species–area curves: a review of possible models. *Journal of Biogeography*, 30, 827–835.

Tjørve, E. (2009). Shapes and functions of species–area curves (II): a review of new models and parameterizations. *Journal of Biogeography*, 36, 1435–1445.

Tjørve, E. & Tjørve, K.M.C. (2011). Subjecting the theory of the small-island effect to Ockham’s razor. *Journal*

of Biogeography, 38, 1836–1839.

Tjørve, E. & Tjørve, K.M.C. (2017). Species Area Relationship. In eLS, Chapter: Citable reviews in the life sciences. John Wiley & Sons, pp.1-9

Triantis, K.A., Mylonas, M., Lika, K. & Vardinoyannis, K. (2003). A model for the species–area–habitat relationship. *Journal of Biogeography*, 30, 19–27.

Triantis, K.A., Mylonas, M., Weiser, M.D., Lika, K. & Vardinoyannis, K. (2005). Species richness, environmental heterogeneity and area: a case study based on land snails in Skyrosarchipelago (Aegean Sea, Greece). *Journal of Biogeography*, 32, 1727–1735.

Triantis, K.A., Vardinoyannis, K. & Mylonas, M. (2008). Biogeography, land snails and incomplete data sets: the case of three island groups in the Aegean Sea. *Journal of Natural History*, 42, 467–490.

Triantis, K.A., Guilhaumon, F., Whittaker, R.J. (2012). The island species–area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography*, 39, 215–31.

Trichas, A., Lagkis, A., Triantis, K.A., Poulakakis, N., Chatzaki, M. (2008). Biogeographic patterns of tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) on four island groups in the south Aegean Sea. *Journal of Natural History* 42, 491-511

Watson, G.E. (1964). Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. Phd Thesis. Yale University

Welter-Schultes, F.W. & Williams, M.R. (1999). History, island area and habitat availability determine land snail species richness of Aegean islands. *Journal of Biogeography*, 26, 239–249

Williams, C.B. (1964). Patterns in the Balance of Nature and related problems of quantitative ecology. New York: Academic Press.

Williams, M.R., Lamont, B.B. & Henstridge, J.D. (2009) Species–area functions revisited. *Journal of Biogeography*, 36, 1994–2004.

Williamson, M., Gaston, K.J. & Lonsdale, W.M. (2001). The species–area relationship does not have an asymptote! *Journal of Biogeography*, 28, 827–830

Williamson, M., Gaston, K.J. & Lonsdale, W.M. (2002). An Asymptote Is an Asymptote and Not Found in Species-Area Relationships. *Journal of Biogeography*, 28, 1713

Zar, J.H. (1984). Biostatistical analysis 2nd Edition. Prentice Hall International Editions

Στα Ελληνικά

Βαρδινογιάννη Κ. (1994). Βιογεωγραφία των χερσαίων μαλακίων στο νότιο νησιωτικό αιγαίο τόξο. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Αθηνών.

Καγιαμπάκη Α. 2011. Σύγχρονη φυτογεωγραφική ανάλυση στο Κεντρικό και Νότιο Αιγαίο. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης.

Κομηνέας Σ. & Χαρμανδάρης Ε. (2015) Μαθηματική Μοντελοποίηση, Μία σπουδή στις Φυσικές Επιστήμες. Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών

Μελιάδου Α. (1999). Ανίχνευση Μορφωμάτων Κατανομής της Βιολογικής Ποικιλότητας της Ερπετοπανίδας στον Ευρωπαϊκό Χώρο: Ο Ρόλος της Κλίμακας του Χώρου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Αιγαίου.

Μπότσαρης Ι. (1996). Μελέτη πάνω στη βιογεωγραφία των χερσαίων μαλακίων του Σαρωνικού Κόλπου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Αθηνών.

Μυλωνάς Μ. (1982). Μελέτη πάνω στη ζωογεωγραφία και οικολογία των χερσαίων μαλακίων των Κυκλάδων. Πανεπιστήμιο Αθηνών.

Παμπέρης Λ. (2010). Οι πεταλούδες της Ελλάδας. 2^η Έκδοση, Εκδόσεις Παμπέρη (Επικαιροποίηση online 31/12/2018)

Πανίτσα Μ. (1997). Συμβολή στη γνώση της χλωρίδας και της βλάστησης των νησίδων του Ανατολικού Αιγαίου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Πατρών.

Σάμψων Α. (2006). Προϊστορία του Αιγαίου Παλαιολιθική, Μεσολιθική, Νεολιθική. Εκδ. Ατραπός

Σημιαϊκής Σ. (2005). Συστηματική, Βιογεωγραφία και στοιχεία Οικολογίας των χερσαίων Χειλοπόδων του νοτίου Αιγαίου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης.

Σφενδουράκης Σ. (1994). Βιογεωγραφία, συστηματική και στοιχεία οικολογίας των χερσαίων ισοπόδων στα νησιά του Κεντρικού Αιγαίου. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Αθηνών.

Τριάντης Κ. (2006). Βιογεωγραφία και οικολογία των χερσαίων μαλακίων και ισοπόδων σε νησιά του Αιγαίου σε σχέση με την περιβαλλοντική ετερογένεια και την έκταση. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης.

Τριχάς Α. (1996). Οικολογία και Βιογεωγραφία των εδαφικών κολεοπτέρων στο νότιο Αιγαίο. Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης.

Whittaker, R.J. & Fernandez-Palacios, J.M. (2009). Νησιώτικη βιογεωγραφία : Οικολογία, εξέλιξη και διατήρηση. Μετάφραση Βασιλική Βακάκη, επιμέλεια Σπύρος Σφενδουράκης. Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης. Ηράκλειο Κρήτης

Παράρτημα 1

Νησιά από συγκεκριμένες αναλύσεις

Σαλιγκάρια

Κυκλάδες (n=24): Αμοργός, Ανάφη, Άνδρος, Αντίπαρος, Δήλος, Ηρακλεία, Φολέγανδρος, Ίος, Κέα, Κέρος, Κίμωλος, Κύθνος, Μήλος, Μύκονος, Νάξος, Πάρος, Πολύαιγος, Σέριφος, Σίφνος, Σίκινοσ, Σύρος, Θήρα, Τήνος, Πάνω Κουφονήσι

Κυκλάδες* (n=45): Αμοργός, Ανάφη, Άνδρος, Αντίπαρος, Δήλος, Δονούσα, Φολέγανδρος, Ίος, Ηρακλεία, Κέα, Κέρος, Κίμωλος, Κύθνος, Μήλος, Μύκονος, Νάξος, Πάρος, Πολύαιγος, Σέριφος, Σίφνος, Σίκινοσ, Σύρος, Θήρα, Θηρασία, Τήνος, Άνυδροσ, Ασκανιά, Μπούβεσ, Χριςτιανή, Γυάροσ, Μακρά, Παχειά, Φληνή, Φτενό Ανάφησ, Πάνω Κουφονήσι, Αςτυπάλαιο, Αγία Κυριακή, Χονδροσ, Φτενό Αςτυπάλαιοσ, Κουνούποι, Κουτσομούτησ, Λιγνό, Οφιδούσσα, Ποντικονήσι, Τηγάνι

Σαλιγκάρια, Πουλιά, Φυτά (n=28):

Νησί	Έκταση (km ²)	Αρ. ειδών Σαλιγκάρων	Αρ. ειδών Πουλιών	Αρ. ειδών Φυτών
Αμοργός	121.33	35	23	587
Αντικύθηρα	19.68	25	8	336
Αντίπαροσ	35.06	23	25	358
Χάλκη	27.2	32	20	367
Φούρνοι	30.61	22	18	218
Ικαρία	254.68	42	32	798
Κάλυμνοσ	110.8	43	18	535
Κάρπαθοσ	300.91	53	18	1009
Κάσοσ	66.71	27	18	553
Κωσ	288.1	44	42	1035
Κύθηρα	227.23	56	29	741
Λέροσ	54.36	41	19	428

Λέσβος	1636.73	52	81	1480
Λήμνος	477.03	43	41	739
Μήλος	158.27	26	29	496
Νάξος	430.17	44	35	1046
Νίσυρος	41.28	35	26	486
Πάρος	196.68	36	33	801
Πάτμος	34.22	19	16	377
Ρόδος	1407.68	64	39	1105
Σάμος	478.74	66	60	1247
Σαμοθράκη	180.51	38	43	1441
Σέριφος	74.09	26	23	692
Σύμη	58	34	23	405
Σύρος	83.78	35	22	628
Θήρα	75.74	24	23	564
Τήλος	61.82	30	25	340
Τέλενδος	4.65	28	17	274

Σαλιγκάρια, Ισόποδα, Tenebrionidae (n=28):

Νησί	Έκταση (km ²)	Αρ. ειδών Σαλιγκάρων	Αρ. ειδών Ισόποδων	Αρ. ειδών Tenebrionidae
Αμοργός	121.33	35	28	16
Ανάφη	38.52	23	19	14
Αστυπάλαια	95.87	33	26	19
Κάλυμνος	110.8	43	23	23
Κως	288.1	44	35	39
Μήλος	158.27	26	26	34
Μύκονος	85.8	19	20	28
Νάξος	430.17	44	38	47
Νίσυρος	41.28	35	26	25
Πάρος	196.68	36	22	29
Σέριφος	74.09	26	24	24
Σίφνος	77.38	32	25	26

Σύρος	83.78	35	24	25
Θήρα	75.74	24	18	32
Τήνος	196.72	38	30	31
Αντίπαρος	35.06	23	17	28
Δονούσα	13.66	24	24	20
Πάτμος	34.22	19	23	21
Ικαρία	254.68	42	31	20
Γυαλί	4.55	14	13	5
Κανδελούσσα	1.37	16	11	7
Κουνούποι	1.45	24	11	5
Οφιδούσσα	1.92	19	12	7
Παχειά	1.16	8	6	11
Περγούσσα	1.17	13	12	7
Ποντικονήσι	0.97	15	10	5
Ψέριμος	14.63	34	15	6
Τέλενδος	4.65	28	12	7

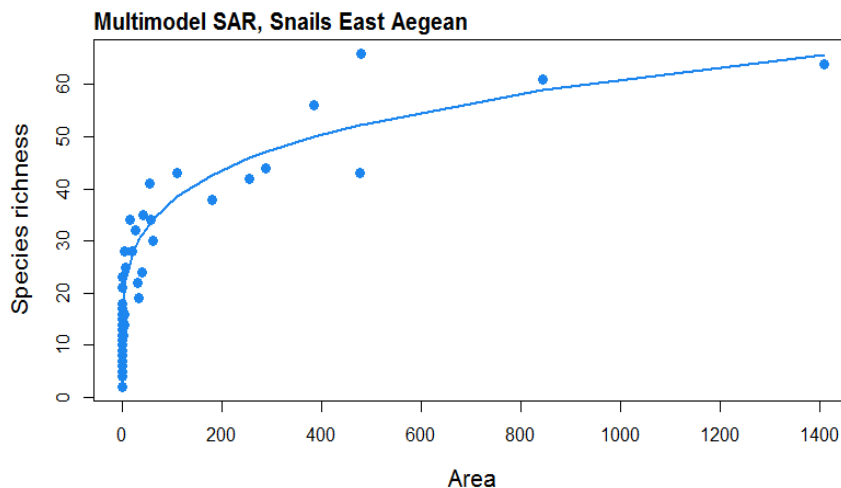
Παράρτημα 2

Σύγκριση μοντέλων και mma curves για τα σαλιγκάρια στα επιμέρους συγκρότηματα του Αιγαίου

Αν. Αιγαίο

Ranked models based on AICc weights:

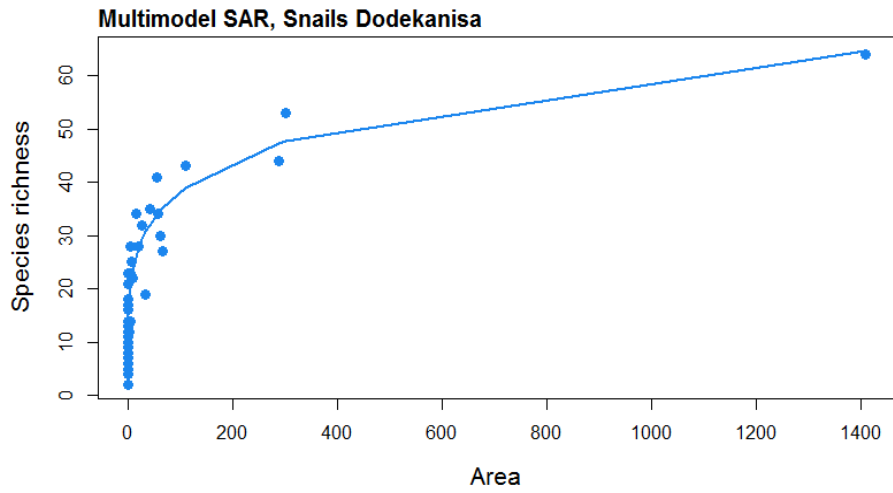
	Model	weight	AICc	R ²	R ² a
1	power	0.255	181.165	0.901	0.897
2	powerR	0.112	182.807	0.902	0.897
3	epm1	0.112	182.816	0.902	0.897
4	p2	0.094	183.167	0.902	0.896
5	epm2	0.090	183.261	0.902	0.896
6	weibull3	0.079	183.501	0.901	0.895
7	mmf	0.079	183.501	0.901	0.895
8	p1	0.079	183.501	0.901	0.895
9	heleg	0.075	183.616	0.901	0.895



Δωδεκάνησα

Ranked models based on AICc weights:

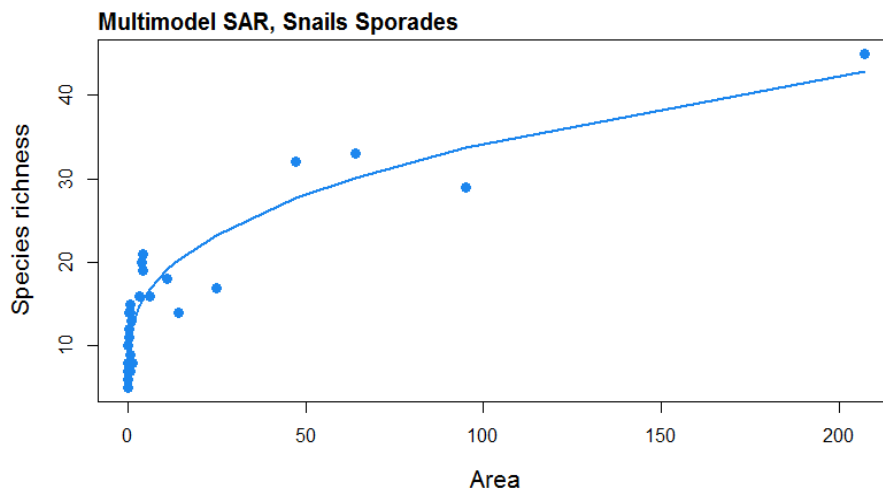
	Model	weight	AICc	R ²	R ² a
1	power	0.296	150.046	0.887	0.882
2	powerR	0.096	152.306	0.888	0.880
3	epm1	0.095	152.317	0.888	0.880
4	p1	0.095	152.318	0.888	0.880
5	p2	0.095	152.324	0.888	0.880
6	mmf	0.094	152.328	0.888	0.880
7	heleg	0.094	152.328	0.888	0.880
8	weibull3	0.094	152.328	0.888	0.880



Σπόραδες

Ranked models based on AICc weights:

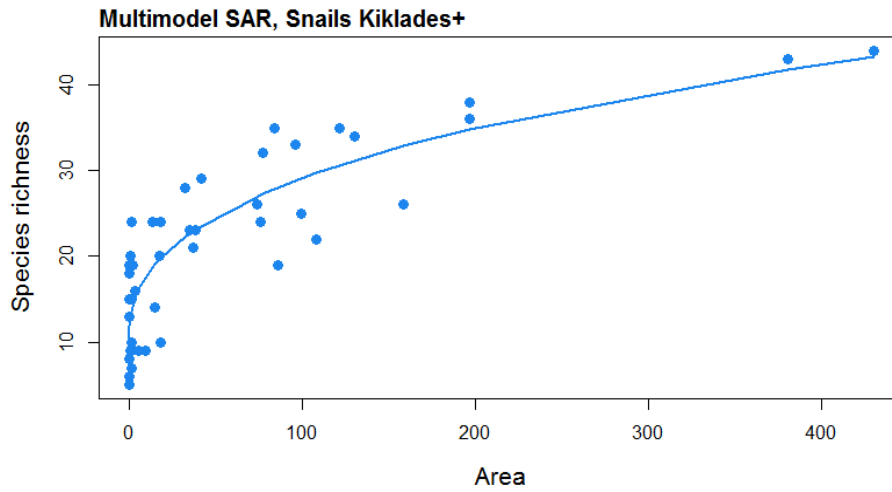
	Model	weight	AICc	R ²	R ² a
1	epm1	0.508	79.699	0.869	0.853
2	powerR	0.384	80.261	0.866	0.850
3	p2	0.053	84.236	0.846	0.828



Κυκλάδες με Αστυπάλαια

Ranked models based on AICc weights:

	Model	weight	AICc	R ²	R ² a
1	epm1	0.398	156.098	0.752	0.733
2	powerR	0.377	156.206	0.751	0.733
3	power	0.063	159.794	0.715	0.702
4	asympt	0.057	159.984	0.729	0.709



Κυκλάδες Μυλωνά

Ranked models based on AICc weights:

	Model	weight	AICc	R ²	R ² a
1	power	0.276	82.887	0.723	0.697
2	koba	0.098	84.962	0.698	0.670
3	p2	0.067	85.720	0.724	0.683
4	epm1	0.066	85.738	0.724	0.683
5	epm2	0.065	85.789	0.723	0.682

